ZOOLOGISKA BIDRAG FRÅN UPPSALA Band 6
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE AUS UPPSALA

ZUR

MORPHOLOGIE UND PHYLOGENIE DER PANTOPODEN

INAUGURAL-DISSERTATION

VON

EINAR WIRÉN

UPPSALA 1918
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

ZUR

MORPHOLOGIE UND PHYLOGENIE DER PANTOPODEN

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

MIT GENEHMIGUNG

DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION
DER WEITBERÜHMTEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
ZU UPPSALA

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

ZUR ÖFFENTLICHEN BEURTEILUNG VORGELEGT

VON

EINAR WIRÉN

LIC. PHIL., ÖSTG.

DIE VERTEIDIGUNG WIRD AM 20. APRIL 1918 UM 10 UHR VORMITTAGS
IM HÖRSAAL DES ZOOLOGISCHEN INSTITUTS STATTFINDEN

UPPSALA 1918

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41523715_0016

Meinem lieben Vater

gewidmet

Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden.

Von

EINAR WIRÉN
(Uppsala).

Mit Tafeln IX—XVI und 40 Figuren im Text.

Einleitung.

Die Vorstudien zu dieser Abhandlung begannen in Uppsala im Frühjahr 1915, da Professor APPELLÖF die Freundlichkeit hatte mich mit der Bearbeitung von teils der Zoologischen Institution gehörenden, teils anderen, der Institution geliehenen Pantopodensammlungen zu beauftragen. Obwohl diese Sammlungen besonders reichhaltig und für gewisse Untersuchungen vorzüglich geeignet waren, bestanden sie gleichwohl grösstenteils aus Expeditionsmaterial, das nicht speziell mit Rücksicht auf eventuelle histologische, oder detaillierte anatomische Untersuchungen fixiert war. Um den Problemen näher treten zu können, deren Lösung das Ziel der vorliegenden Arbeit bilden sollte, brauchte ich auch eine Menge frischgefangene und gut fixierte Pantopoden.

Einen Teil des Sommers 1915 verweilte ich deshalb an der Zoologischen Station der Königl. Akademie der Wissenschaften, Kristineberg, um die Pantopodenfauna in den Umgebungen der Station und bei den Inseln Väderöarna kennen zu lernen, wie auch um Material für anatomische Untersuchungen zu fixieren. Diese Studien und Einsammlungen nahmen im Sommer 1916 ihren Fortgang. Dabei habe ich einige bei unseren Küsten noch nicht beobachtete Pantopodenarten gefunden und bin dadurch in der Lage auch einen kleinen Beitrag zur Kenntnis der Pantopodenfauna des nördlichen Teils der schwedischen Westküste liefern zu können. Da indessen faunistische oder systematische Untersuchungen ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen, beschränke ich mich nun darauf nur in aller Kürze die von mir eingesammelten Arten aufzuzählen. Unter diesen sind einige Lokalformen, denen ich möglicherweise später eine nähere Beschreibung widmen werde.

Die Arten, welche ich gefunden habe, sind folgende:

1. *Nymphon strömii* Kr.
2. *N. grossipes* Fabr. *f. mixtum* Kr.
3. *N. leptocheles* Sars.

Diese drei Arten sind bei den Inseln Väderöarna eingesammelt worden, wo sie auf dem Lophoheliariff und auf steinigem Tonboden in der Nähe des Riffes recht allgemein sind.

4. *N. brevirostre* Hodge; sehr allgemein im Tanggürtel der felsigen Ufer.

5. *N. rubrum* Hodge; ganz wenige Exemplare bei Smedjan. Lokalform der vorhergehenden?

6. *Pallene brevirostris* Johnston; ein einziges Exemplar bei Strömmarne, Sommer 1915.

7. *P. producta* Sars; in der Litoralregion spärlich vorkommend.

8. *Anoplodactylus petiolatus* Kr.; in der Litoralregion 1915 sehr allgemein, aber 1916 selten.

9. *A. exiguus* Dohrn. Bei dieser Art muss ich ein wenig verweilen, weil sie von A. M. Norman (1894) in seiner Arbeit als Synonym zu *A. petiolatus* Kr. aufgefasst worden ist. Norman vermutete nämlich, dass hier ein Fall von Neotenie vorliege und dass *A. exiguus* demnach nur als geschlechtsreife Larven von *A. petiolatus* zu betrachten sei. Normans Beweisführung ist indessen von der Beschaffenheit, dass sie unter keinen Umständen eine derartige Behauptung rechtfertigen könnte, und da ich einige zwanzig völlig entwickelte Individuen von der bewussten Art gefunden habe, von welchen Exemplaren ungefähr die Hälfte aus eiertragenden Männchen bestand, und vor allem auch weil ich Larvenstadien dieser Art angetroffen habe, welche sämtliche von den entsprechenden Larvenstadien von *A. petiolatus* derart abweichen, dass man sie mit Leichtigkeit unterscheiden kann, bin ich der Meinung, wenigstens bis auf weiteres *A. exiguus* Dohrn als eine besondere Art auffassen zu müssen.

10. *Phoxichilidium femoratum* Rathke; in der Litoralregion allgemein.

11. *Phoxichilus spinosus* Mont.; 1 Exemplar bei Långön und 1 bei Flatholmen, unter Hydroiden auf Fucus serratus.

12. *Pycnogonum litorale* Ström; spärlich bei den Inseln Väderöarna; in der Kristineberggegend sehr selten.

Wie von Seiten früherer Forscher schon oft hervorgehoben worden ist, bieten die Fixierung und Konservierung von Pantopoden zur Herstellung von Schnitten besonders grosse Schwierigkeiten dar. Die in erster Linie von Professor Appellöf und Dozent Holmgren empfohlene Methode — mit der starken Lösung Flemmings — hat sich als die beste bewährt, aber auch mehrere der anderen, gewöhnlichen Fixierungsmethoden können angewendet werden, wenn man nur die von Dohrn beschriebene

Gasbildung vermeidet, welche zuweilen ihre Gewebe total auseinandersprengt, wenn die Pantopoden konserviert werden.

In der Regel können nur solche Exemplare, die kürzlich die Cuticula gewechselt haben oder die sich in Häutung befinden, zur Herstellung von Schnittserien angewendet werden. Bei der Häutung scheint nämlich die alte Cuticula durch die Einwirkung des Sekrets der Häutungsdrüsen zum Teil aufgelöst oder auf irgend eine mir unbekannte Art chemisch beeinflusst zu werden, so dass sie bei der Herstellung von Schnittserien nicht so hinderlich ist.

Verschiedene Arten verhalten sich auch technisch recht verschieden, welcher Umstand die Reichhaltigkeit des Schnittserienmaterials bedeutend vermindert hat. Doch ist es mir nach vielen misslungenen Versuchen schliesslich geglückt so gute Schnittserien anzufertigen, dass man an diesen alles Wesentliche sehen kann.

Aber diese Schnittserien werden nur sehr selten so vollständig, dass man an einer und derselben Serie verfolgen kann, was man wünscht, vielmehr ist man meistens genötigt mehrere von jeder Art anzuwenden, um über den Bau eines Organs, den Verlauf der Nerven etc. zur Klarheit zu gelangen. Ausserdem muss man sich im allgemeinen, besonders für die Untersuchung der Augen, sehr dünner Schnitte bedienen; in meinen Serien habe ich eine Schnittdicke von gewöhnlich 5,5; 4,5; oder 3,5 μ angewendet.

Eine Folge dieser technischen Schwierigkeiten besteht darin, dass die Zeichnungen, welche oft aus mehreren Serien zusammengestellt werden müssen, ja immer wenigstens etwas schematisiert werden. In den meisten Fällen ist es auch zwecklos Detailzeichnungen zu machen, denn diese würden nicht nennenswert mehr als die Mikrophotographien zeigen können. Um meine Beobachtungen zu illustrieren bediene ich mich daher in dieser Arbeit nur einfacherer Textfiguren und Mikrophotographien. Diese auf den Tafeln reproduzierten Photographien sind sämtliche unretuschiert, weshalb manche Bilder vielleicht weniger deutlich hervortreten, als wenn ich sie retuschiert hätte. Aber als Beweismaterial sind sie ja von wesentlich höherem Werte, da eine retuschierte Photographie nur — wie jede Zeichnung — zeigen kann, wie der Verfasser das Schnittbild gesehen oder aufgefasst hat.

Als ich mit meinen Pantopodenstudien begann, geschah es in der Absicht sie in der Weise zu betreiben, dass sie möglicherweise zur Lösung der Fragen führen könnten, welche die Phylogenese innerhalb der Gruppe bietet, und ausserdem sollten gewisse tiergeographische Fragen besonders berücksichtigt werden. Aber, als ich von der Pantopodenliteratur Kenntnis genommen und aus dieser gefunden hatte, dass mehrere, für das Verständnis der Pantopoden grundlegende Fragen noch ihrer Lösung harrten, entschloss ich mich den Plan meiner Arbeit zu ändern. Denn, bevor man sich an einen Versuch heranmacht die Systematik in-

nerhalb einer Tiergruppe wissenschaftlich zu erörtern, ist es ja notwendig, in einer sicheren Kenntnis von den Hauptzügen der Anatomie der zu der Gruppe gehörenden Tiere und, sofern es möglich ist, auch von dem Verhältnis der Gruppe zu anderen, eventuell nahestehenden Tiergruppen einen festen Ausgangspunkt für die Beurteilung zu haben, welche Charaktere primär oder sekundär sein können, was wesentlich oder unwesentlich sei u. s. w.

Bei meinen Studien kam ich dann auf die sehr lebhaft diskutierten Probleme von dem Bau und der morphologischen Bedeutung des Schnabels der Pantopoden; von der Anzahl Segmente und Extremitätenpaare und damit zusammenhängenden Fragen; vom Bau der Augen und endlich, als eine notwendige Folge des vorhergehenden, von den verwandtschaftlichen Verhältnissen der Pantopoden zu den übrigen Arthropoden.

Die ebenerwähnten Fragen gehören, wie gesagt, zu den allerwichtigsten für das Verständnis dieser kleinen Tiergruppe, und die Ansichten über dieselben, die von vielen Forschern diskutiert worden sind, haben fast beständig gewechselt. Da also das Gebiet weit entfernt davon ist ein "weisser Fleck" in der Zoologie zu sein, muss natürlich die Auffassung, die ich mir über diesen Gegenstand gebildet habe, zum Teil auf schon zuvor von anderen Forschern gemachten Beobachtungen basiert sein. Demzufolge und weil meine in dieser Arbeit dargelegten Untersuchungsresultate ein demjenigen früherer Forscher gegenüber so wesentlich abweichendes Bild von der Anatomie der Pantopoden, wie auch neue Ausgangspunkte für die Beurteilung ihrer Phylogenie abgeben, schien es mir von Interesse und auch notwendig zu sein, durch zum Teil recht ausführliche Referate früherer wichtigerer Arbeiten bekannte Tatsachen und Problemstellungen zu beleuchten. Das Geschichtliche am Anfang eines jeden Kapitels berührt indessen nur das, was mit meiner Begrenzung des Gegenstandes von Bedeutung ist. Da aber in der grossen Monographie Dohrns über die Pantopoden des Golfes von Neapel eine sehr gute und ausführliche historische Übersicht über die ihm bekannte Literatur zu finden ist, will ich, um eine ganz unnötige Wiederholung zu vermeiden, keinen Auszug aus derselben geben, sondern verweise betreffs der Literatur vor Hoeks Arbeiten vom Jahre 1881 auf die, allen Pantopodenforschern so wohl bekannte Monographie Dohrns.

Meine eigenen Untersuchungen beginnen im ersten Kapitel mit der Beschreibung des Nervensystems des Schnabels, des zentralen Nervensystems der Pantopoden und der von diesem ausgehenden Nerven. Dazu kommen einige Schlussfolgerungen, zu welchen das Studium des Nervensystems geführt hat.

Das zweite Kapitel enthält zum Teil eine Fortsetzung der im ersten Kapitel nicht völlig abgeschlossenen Beschreibung des Nervensystems. Dann werden eingehender erörtert die morphologische Bedeutung des Pantopodenschnabels, die Anzahl Extremitätenpaare und Segmente und

auch einige Homologisierungsversuche gemacht. Diese Homologisierungsversuche führten mich zu einigen sehr wichtigen Arachnoidproblemen und diese letzteren wiederum zu einigen allgemeinen Arthropodenfragen und erweiterten dadurch den Gegenstand dieser Arbeit, weil sie in diesem Fall zum Teil im Anschluss an die Pantopodenstudien, für welche sie von besonders grosser Wichtigkeit sind, behandelt werden müssen.

Im dritten Kapitel wird die Anatomie des Pantopodenauges und ein wenig auch seine Histologie sowie ausserdem ein neues Augenpaar beschrieben, welches zuvor von Seiten verschiedener Verfasser in sehr verschiedener Weise aufgefasst worden ist. Darauf folgt ein Vergleich zwischen den Pantopodenaugen und den Seitenaugen der Arachnoiden, wobei ich es für das zweckmässigste hielt, mich für die Schilderung der Seitenaugen der Pedipalpen, die unter den beschriebenen Arachnoidenaugen denjenigen der Pantopoden am ähnlichsten sind, eines langen Zitates zu bedienen.

Im letzten Kapitel wird die Phylogenie der Pantopoden diskutiert und im Zusammenhang damit wird das vollständig Unmögliche aller früheren Versuche hervorgehoben, die sogenannte Protonymphonlarve der Pantopoden mit dem Nauplius der Crustaceen (in bezug auf die Cheliceren, die beiden Paare larvalen Gangbeine und die Drüsen dieser drei Extremitätenpaare etc.) ganz oder teilweise zu homologisieren.

Meinem verehrten Lehrer, Professor, Dr. phil. A. Appellöf, spreche ich meinen ergebensten und herzlichsten Dank dafür aus, dass er mein Interesse für Pantopodenstudien geweckt und stets grosses Interesse für meine Arbeit bewiesen hat, die er durch seine reiche Erfahrung und dadurch, dass er mir grosse Sammlungen von nordischen, arktischen und antarktischen Pantopoden zur Verfügung stellte, in hohem Grade erleichtert hat.

Ebenso zolle ich dem Dozenten Dr. phil. N. Holmgren, aufrichtigen Dank für die Ratschläge betreffend die Methoden der Fixierung, die er mir bereitwillig erteilt hat.

Gleichzeitig benutze ich die Gelegenheit der *Universität Uppsala* und der *K. Akademie der Wissenschaften* meine Erkenntlichkeit zu bezeugen, der mir Reisestipendien für Pantopodenstudien an der Küste von Bohuslän zuerkannt haben.

ERSTES KAPITEL.

Über das zentrale und periphere Nervensystem der Pantopoden.

1. Historik.

Aus praktischen Gründen beabsichtige ich in meiner Historik folgende Terminologie anzuwenden: Die mit Cheliceren (= Scherengliedmassen) und Schnabel nebst zwei Gangbeinpaaren versehene Larve (Textfig. 1) nenne ich mit Hoek u. a. m. Protonymphon. Die beiden Gangbeinpaare der Protonymphonlarve sind mit resp. p^4 und p^5 bezeichnet.

Was die Extremitäten der Imagines anbelangt, so bediene ich mich der gewöhnlichen Terminologie; siehe Textfig. 2. Die drei Teile des Pantopodenschnabels nenne ich mit Dohrn die Antimeren des Schnabels und den beweglichen Teil an der Spitze eines jeden Antimers Lippe (Textfig. 3). Die Bezeichnung "gangliöse Nervenstämme" — (über diese siehe ferner weiter unten meine eigenen Untersuchungen und schematischen Figuren) — behalte ich bei, weil sie gewissermassen als in der Pantopodenterminologie eingebürgert gelten kann und ausserdem schwer durch einen gleichzeitig richtigeren und ebenso geläufigen Ausdruck zu ersetzen sein dürfte.

Aus der Insektenliteratur habe ich den Ausdruck Imago für das völlig entwickelte, geschlechtsreife Tier entlehnt, weil der Ausdruck sehr geläufig ist und meines Erachtens im Prinzip kein Grund gegen die Anwendung desselben auch in der Terminologie der Pantopodenliteratur vorliegt.

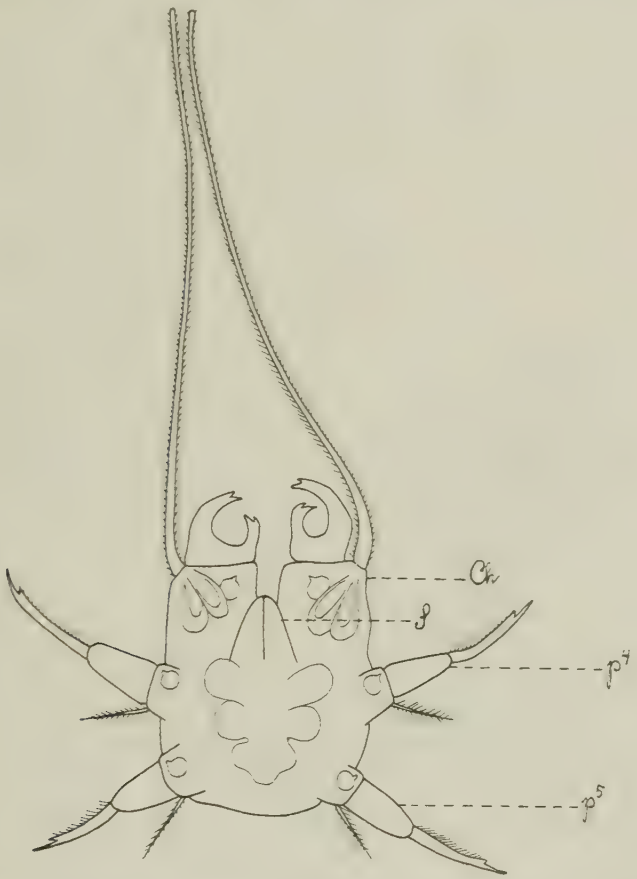
Hoek 1881 (1.) beschreibt das Nervensystem der Pantopoden, speziell bei Colossendeis megalonyx Hoek, die der Verfasser für einen ursprünglichen Typus hält.

Hoek sagt u. a.: "The nervous system consists in all species of Pycnogonids of a supra-oesophageal ganglion, an oesophageal commissure, and five (seldom four) thoracic ganglia". Vom Supraoesophagealganglion, das unter dem Augenhügel gelegen ist, geht ein Nervenpaar nach den Cheliceren und ein unpaariger Nerv nach dem oberen Schnabelantimer aus, zu welchem, aber nur bei der Gattung Nymphon auch ein paar feinere Nerven vom Supraoesophagealganglion aus beobachtet worden sind.

Die Cheliceren hält Hoek für praeoral und den Antennen entsprechend.

Die Palpen werden vom vorderen und die Eierträger vom hinteren der beiden Ganglien des Thoracalganglions innerviert.

Ferner geht von jeder Seite des Supraoesophagealganglions je ein Nerv aus, der sich in Nerven nach der Hypodermis und den Augen teilt, und ausserdem gehen vom Supraoesophagealganglion möglicherweise auch sympathische Nerven nach dem Darm.

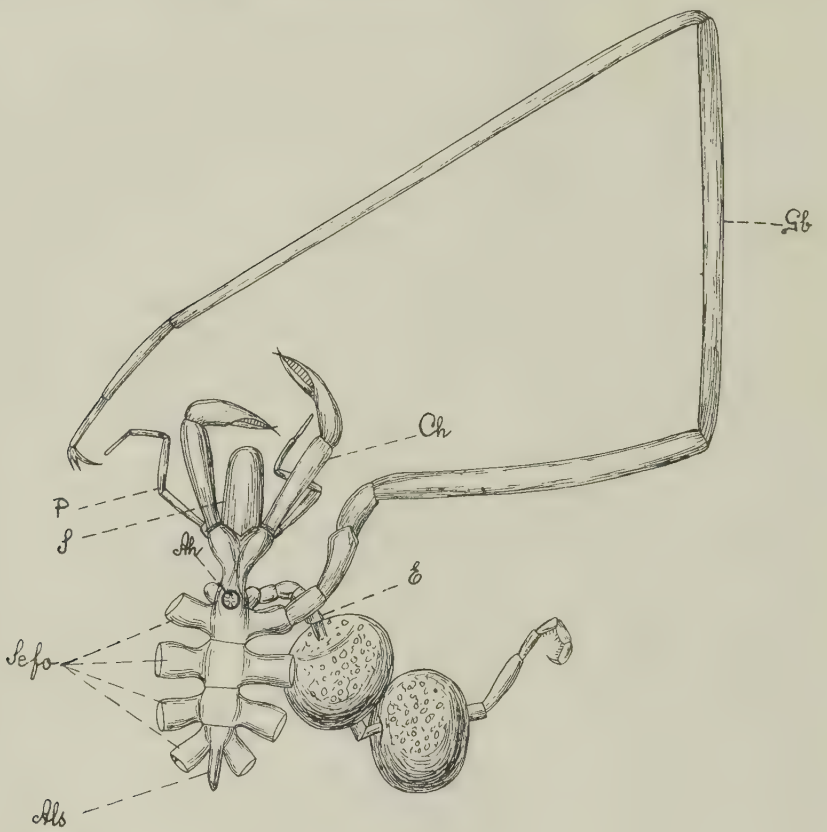


Textfig. 1.
Pycnogonum litorale Ström. Protonymphon von der Bauchseite gesehen; einige Hautdrüsen sind angedeutet. S = Schnabel; Ch = Chelicere; p^4 und p^5 = erstes und zweites Gangbeinpaar der Larve. Oc. 4; Object 8 mm. (Die Figur, ohne Bezeichnungen, nach Dogiel).

Das erste Thoracalganglion ist aus zwei Ganglien zusammengesetzt. Die unteren Schnabelantimeren werden von zwei Nervenpaaren innerviert, die von dem vordersten dieser zusammengeschmolzenen Ganglien ausgehen. Es scheint, als ob das vorderste dieser Nervenpaare — gefunden bei Colossendeis, aber nicht bei Nymphon — vom Schlundring

ausgehe, da es diesem etwas nach oben gefolgt ist, es entspringt aber doch aus derselben Neuropilemmasse wie das zweite Nervenpaar.

Hoek beschreibt das in jedem Antimer grösste, nahe der Schnabelspitze gelegene Ganglion des Schnabels — = *2 oegl* in meinen Textfiguren 4, 6, 8, 12, 13, 15 und Taf. IX, Fig. 1, 3, 4; Taf. X, Fig. 7, 9 — und hält es für möglich, dass die Nervenfaserbündel, die in dieses Ganglion eintreten, aus den drei Schnabelnerven — Textfig. 11 und 12; *Rn* und



Textfig. 2.
Nymphon strömii Kr. ♂ (Figur nach Sars). *S* = Schnabel; *Ch* = Chelicere; *P* = Palpe.; *E* = Eierträger (mit Eiersammlungen); *Gb* = Gangbeine, von welchen nur ein einziges eingezeichnet ist, die übrigen inserieren je an der Spitze eines jeden Körper-Seitenfortsatzes — *Sefo; Als* — Analsegment; *Ah* — Augenhügel.

Ppn — (nicht zu verwechseln mit den gangliösen Nervenstämmen) entspringen. Diese grossen Schnabelganglien bilden die Endpunkte von drei Nervensträngen — je einem in jedem Antimer — die mit zahlreichen gangliösen Anschwellungen versehen sind, welche, gerade wie die grossen Schnabelganglien, mittels Ringkonnektiven mit einander verbunden sind. Diese Nervenstränge sind die gangliösen Nervenstämme

des Schnabels, deren Bau bei einem Nymphonid aus meiner Taf. IX, Fig. 4 und meinen Textfiguren 4 und 7 ersichtlich ist.

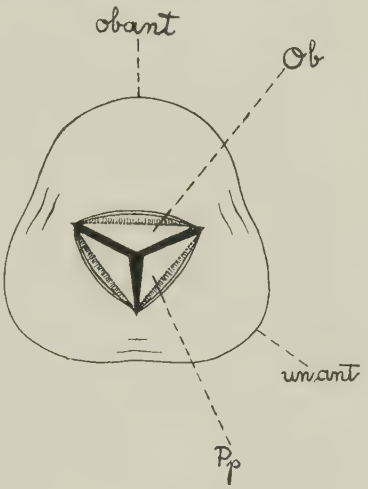
Vor dem grossen Schnabelganglion hat Hoek noch ein weiteres Ganglion abgebildet, das sehr klein ist und "from which nerves are given off to the tactile organs placed in the socalled lips of the proboscis".

Hoek deutet die drei gangliösen Nervenstämme des Schnabels als nicht zu einem sympathischen Nervensystem gehörig, weil sie motorisch sind und die quergestreifte Schnabelmuskulatur innervieren.

Dohrn 1881. Vom Supraoesophagealganglion geht ein mächtiger Nervenstamm aus, der gleich nach seinem Austritt ein Nervenpaar nach den Cheliceren abgibt, verläuft darauf nach vorn und in das obere Schnabelantimer hinein, teilt sich hier in einen äusseren und einen inneren, mit gangliösen Anschwellungen versehenen Nerven, welche Nerven sich in der Nähe der Schnabelspitze wieder in einem grossen Ganglion, dem vordersten und grössten Ganglion des Schnabels (*2 oegl* Textfig. 4) vereinigen. Von diesem Schnabelganglion gehen Nervenfasern nach der Lippenmuskulatur aus.

Von jeder Seite des Supraoesophagealganglions geht je ein einziger Nerv nach den Augen der resp. Seite aus und von dem Augennerven geht ein Nerv nach der Chelicere der resp. Seite.

Auch Dohrn hält die Cheliceren für praeoral.



Textfig. 3.
Schnabelspitze der Colossendeis proboscidea Sab. *obant.* — oberes Schnabelantimer mit Lippe — *Ob; unant.* — unteres Schnabelantimer mit Lippe — *Pp.*

Das erste Bauchganglion (= das erste Thoracalganglion Hoek) ist aus zwei ursprünglich getrennten Ganglien zusammengesetzt. Ausserdem kann es bei gewissen Formen auch mit dem darauffolgenden, das erste Gangbeinpaar innervierenden Ganglion zusammenschmelzen.

Die unteren Antimeren des Schnabels empfangen ihre Nerven aus dem vordersten Teil des ersten Bauchganglions, von welchem je ein Nerv nach jedem Schnabelantimer geht. Der Nerv nach einem unteren Schnabelantimer gibt eine Verzweigung nach der Chelicere auf derselben Seite ab, tritt in den Schnabel ein und verzweigt sich hier in einen äusseren und einen inneren Nerven, wobei der innere mit gangliösen Anschwellungen versehen ist; diese Nerven vereinigen sich in einem grossen, vordersten Schnabelganglion. Der Nerv nach einem unteren Schnabelantimer verhält sich also in entsprechender Weise, wie der Nerv

nach dem oberen Schnabelantimer. Die Ganglien der inneren Schnabelnerven stehen mit einander und mit entsprechenden Ganglien in dem oberen Schnabelantimer in Verbindung.

Hoek 1881 (2). Die für diese kleine Übersicht interessanteste Abteilung dieser Arbeit ist der Nachtrag, in welchem der Verfasser Dohrns Monographie kritisiert und Dohrns Resultate mit den seinigen vergleicht. Im übrigen bietet er hier wenig Neues über das hinaus, was Hoek schon früher mitgeteilt hat.

Über das in jedem Antimer zwischen der Schnabelspitze und dem grössten Schnabelganglion befindliche kleine Ganglion sagt Hoek: "Si nous ajoutons encore que, parmi les nerfs qui prennent naissance dans le ganglion le plus grand et le plus avancé des faisceaux ganglionnaires, il y en a toujours deux qui s'avancent en direction oblique et qui entrent de nouveau dans un ganglion de petite dimension, que de celui-ci partent des nerfs destinés à l'innervation des plaques labiées placées à l'entrée de la bouche et ayant souvent une petite brosse entre eux, et enfin que ces derniers petits ganglions s'unissent de nouveau entre eux, nous croirons avoir donné à grands traits une idée du système nerveux destiné à l'innervation de la trompe."

Hoek erklärt gegen Dohrn, dass er es für unwahrscheinlich halte, dass der innere Schnabelnerv ein Zweig des äusseren sei, obgleich es ihm nicht gelungen sei, dies mit Bestimmtheit zu konstatieren. Nach Hoek verlaufen diese Nerven eher unabhängig von einander.

Ferner erklärt Hoek, dass der Nerv nach der Chelicere getrennt von dem Nerven des oberen Schnabelantimeres ausgehe.

Adlerz 1888. Das für diese Historik wichtigste wird von Adlerz in folgender bemerkenswerten Äusserung zusammengefasst: "Om jag här skulle våga, att gentemot Dohrn häfda den gamla Latreille'ska uppfattningen af snabeln såsom uppkommen genom sammansmältningen af en öfverläpp samt ett första postoralt par kroppsbihang, så skulle jag hufvudsakligen grunda denna uppfattning på innervationsförhållandena, sådana de äfven varit kända af Dohrn och Hoek. Den sistnämnde har redan gjort ett försök i denna riktning. Att det ej utfallit fullt lyckligt, beror hufvudsakligen på hans missuppfattning af undre svalgganglets sammansättning samt naturen af extr. II.[1]

Undre svalgganglet (se fig. 2) afger i regeln 3 nervpar: 1) till snabelns undre 'antimerer', 2) till extr. II samt 3) till extr. III. (Jag bortser härvid från några fall, då genom sekundär anslutning af följande ganglier äfven första paret gångben mottager sina nerver från den suboesophageala gangliemassan.) Såsom man skulle kunna vänta, och såsom äfven Dohrn påvisat vara förhållandet, visar detta ganglion trenne centra af 'fibrillären Punktmasse', motsvarande de respektive nervparen.

[1] Mit Extr. II und Extr. III sind Palpen und Eierträger gemeint.

Men tillvaron af flere dylika centra i ett ganglion plägar anses, och det med rätta, såsom ett afgörande bevis för detta ganglions sammansättning af flere ursprungliga, enkla ganglier. Ännu under det tidigare larvstadiet har man tillfälle att se det nervpar, som innerverar extr. III, utgå från ett särskildt, med det framför liggande genom kommissurer förbundet gangliepar. Så vidt jag känner, har man dock ännu ej sett något stadium, då de tvenne främsta ganglierna i denna gangliekomplex varit skilda. Härvid är dock att märka, att snabelns anläggning i sin snart sagdt definitiva form försiggår på ett så tidigt embryonalstadium. och att den nykläckta larven visar sig äfven i andra afseenden vara en så 'sekundär' larvform, att man ej kan vänta att här anträffa alla ganglier i sitt ursprungliga isolerade läge. Det tycks mig, som om homologien mellan de undre snabelnerverna och extremiteternas nervpar i betraktande af ofvannämnda förhållande skulle vara otvifvelaktig, då de äro hufvudnerver för homologa gangliepar "[1]

Meinert 1898. In bezug auf das Nervensystem der Pantopoden ist in Meinerts Arbeit folgende Kritik über Adlerz' Deutung des Panto-

[1] Übersetzung des schwedischen Zitates: »Wenn ich es hier wagen wollte gegenüber Dohrn die alte Latreille'sche Auffassung vom Schnabel geltend zu machen, dass dieser durch Verschmelzung einer Oberlippe mit einem ersten postoralen Paar Körperanhänge entstanden sei, so würde ich diese Auffassung hauptsächlich auf die Innervationsverhältnisse, wie diese auch Dohrn und Hoek bekannt waren, gründen. Letzterer hat bereits einen Versuch in dieser Richtung gemacht. Dass er nicht ganz glücklich ausgefallen ist, beruht hauptsächlich auf seiner falschen Auffassung von der Zusammensetzung des unteren Schlundganglions und der Natur des Extr. II.

Das untere Schlundganglion (siehe Fig. 2) gibt in der Regel 3 Nervenpaare ab: 1) nach den unteren 'Antimeren' des Schnabels, 2) nach Ext. II und 3) nach Extr. III. [Ich sehe hierbei von einigen Fällen ab, wo durch sekundären Anschluss der folgenden Ganglien auch das erste Paar Gangbeine seine Nerven von der suboesophagealen Ganglienmasse empfängt.] Wie man erwarten könnte, und wie auch Dohrn als zutreffend nachgewiesen hat, zeigt dieses Ganglion drei Zentren von 'fibrillären Punktmasse', entsprechend den respektiven Nervenpaaren. Aber das Vorhandensein mehrerer solcher Zentren in einem Ganglion pflegt, und zwar mit Recht, als ein entscheidender Beweis für die Zusammensetzung dieses Ganglions aus mehreren ursprünglichen einzelnen Ganglien angesehen zu werden. Noch während des früheren Larvenstadiums hat man Gelegenheit zu sehen, dass das Nervenpaar, welches Extr. III innerviert, von einem besonderen, mit dem davor liegenden durch Kommissuren verbundenen Ganglienpaar ausgeht. So weit mir bekannt ist, hat man jedoch noch kein Stadium gesehen, wo die beiden vordersten Ganglien in diesem Ganglienkomplex getrennt waren. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass die Anlage des Schnabels in seiner so zu sagen definitiven Form in einem so frühen Embryonalstadium erfolgt, und dass die eben ausgeschlüpfte Larve sich auch in anderen Beziehungen als eine so 'sekundäre' Larvenform erweist, dass man nicht erwarten kann, hier alle Ganglien in ihrer ursprünglichen isolierten Lage anzutreffen. Es scheint mir, als sei die Homologie zwischen den unteren Schnabelnerven und dem Nervenpaar der Extremitäten in Anbetracht des vorerwähnten Verhältnisses unzweifelhaft, da es Hauptnerven von homologen Ganglienpaaren sind.»

podenschnabels von Interesse: "Adlerz støtter sin Begrundelse navnlig paa den Omstændighed, at Snabelens 2 nederste 'Antimerer' (Dohrn) modtage Nerver fra særegne Centra i første Bugnerveknude, jfr hans Figur 2 paa Tafl. I og Bogstaverne *a* og *ug* paa samme Figur. Thi disse 2 forreste Centra med deres 'fibrilläre Punktmasse' skulde vise i Forening med de bagved liggende 2 Par Centra i samme Nerveknude, hvorledes denne Nerveknude er sammensat af 3 oprindelige Par Ganglier; men til hvert Par Ganglier hører jo en Metamer med et Par Lemmer, som da ikke kunde være andet end de to nederste 'Antimerer', l. c. p. 10. Hertil maa for det første svares, at ligesaa lidt som der nogensinde er seet Spor til Anlæg af Lemmer, som kunde svare til eller gaa op i de 2 Antimerer, ligesaa lidt er der fundet Spor til et Par forreste, frie Ganglier. Dernæst maa betænkes, at Nerveforsyningen til de nederste Metamerer nærmest udgaaer fra den forreste af de to oprindeligt adskilte, men nu sammensmeltede Par Ganglier, hvori saa, men først paa et senere Stadium, det tilsvarende forreste Par Centra har udviklet sig. Dette vilde ogsaa stemme med mine Undersøgelser, hvorefter Ganglierne oprindeligt ere ensdannede, men først senere vise tydelige Centra med disses 'fibrillære Punktmasse' løbende ud i eller fortsættende sig i Lemmernes Nerver. I det Hele taget forekommer det mig, at man for Øieblikket lægger altfor stor Vægt i morphologisk Henseende paa Ganglierne, og mine Undersøgelser af Pycnogonidernes Udvikling synes mig at vise, at hos disse Dyr Sondringen af Nervemassen i Ganglier først skeer efterhaanden, samtidigt med en tilsvarende Sondring af Kroppens Led og Lemmernes Sondring og Vext . . ." [1]

[1] Übersetzung des dänischen Zitates: »Adlerz stützt seine Begründung namentlich auf den Umstand, dass die 2 untersten 'Antimeren' (Dohrn) des Schnabels Nerven von besonderen Zentren im ersten Bauchnervenknoten empfangen, vergl. seine Figur 2 auf Taf. I und die Buchstaben *a* und *ug* derselben Figur. Denn diese 2 vordersten Zentren mit ihrer 'fibrillären Punktmasse' sollten zusammen mit den dahinter liegenden 2 Paar Zentren in demselben Nervenknoten zeigen, wie dieser Nervenknoten aus 3 ursprünglichen Ganglienpaaren zusammengesetzt ist; aber zu jedem Paar Ganglien gehört ja ein Metamer mit einem Paar Gliedmassen, die dann nichts anderes sein könnten als die beiden untersten 'Antimeren', l. c. p. 10. Hierauf sei erstens erwidert, dass ebenso wenig wie jemals eine Spur einer Anlage von Gliedmassen gesehen worden ist, die den 2 Antimeren entsprechen oder in denselben aufgehen könnten, ebenso wenig eine Spur eines vordersten, freien Ganglienpaares gefunden worden ist. Sodann muss man bedenken, dass die Nervenversorgung der untersten Metameren zunächst von den vordersten der ursprünglich getrennten, aber nun zusammengeschmolzenen Ganglienpaare ausgeht, worin sich dann, aber erst in einem späteren Stadium, das entsprechende vorderste Paar Zentren entwickelt hat. Dies würde auch mit meinen Untersuchungen stimmen, wonach die Ganglien ursprünglich gleichförmig sind, aber erst später deutliche Zentren zeigen, deren 'fibrilläre Punktmasse' in die Nerven der Gliedmassen ausläuft oder sich in denselben fortsetzt. Im ganzen scheint es mir, dass man gegenwärtig in morphologischer Hinsicht allzu grosses Gewicht auf die Ganglien legt, und meine Untersuchungen der Entwicklung der Pycnogoniden scheint mir zu

Meisenheimer 1902. Meisenheimer ist der Erste, der entdeckt hat, dass die Cheliceren postoralen Ursprungs sind und von einem Bauchganglion innerviert werden, das in die Nähe des oberen Schlundganglions hinaufgerückt ist und einen Teil des Schlundringes bildet.

Meisenheimer verwirft Adlerz' Theorien von der Entstehung des Pantopodenschnabels und meint, dass die Schnabelnerven der Antimeren — welche Meisenheimer offenbar nur sehr wenig gekannt hat — nicht von einem besonderen Ganglion ausgehen, sondern als accessorische Bildungen anzusehen seien.

Meisenheimer bezweifelt, dass das letzte Schnabelganglion (*2 oegl* meiner Textfig. 4) tatsächlich ein Ganglion sei, und ist eher geneigt, es für eine Drüse zu halten.

Dogiel 1911 studierte, hauptsächlich mit Hülfe von intravitaler Färbung, Larven von den Gattungen Nymphon, Chaetonymphon und Pycnogonum.

Über das periphere Nervensystem schreibt Dogiel: "Die Art und Weise des Austritts der wichtigsten peripheren Nerven aus dem oberen Schlundganglion und den Bauchganglien ist von Dohrn und Hoek richtig beschrieben worden". Doch stimmt Dogiel in der Beobachtung, dass die Cheliceren postoralen Ursprungs seien und vom Schlundring innerviert werden, mit Meisenheimer überein.

Dogiel erklärt bestimmt — durch Meisenheimers Zweifel dazu veranlasst — dass das letzte grosse Schnabelganglion tatsächlich ein Ganglion und keine Drüse sei.

Was ferner das Nervensystem des Schnabels anbelangt, so sagt Dogiel: "Ausserdem habe ich in den Schnabelganglien der zwei unteren Antimeren noch Ganglienzellen beobachtet, deren proximale Fortsätze durch den Schnabelnerv hindurch in das Innere des ersten ventralen Nervenknotens der Larve verliefen". Aber den Schnabelnerv kennt der Verfasser nur sehr wenig.

Dogiel, 1913. Was eigentlich in bezug auf das Nervensystem in dieser Arbeit neu ist, ist die Feststellung der Tatsache, dass das erste Bauchganglion — das die Cheliceren innerviert — ganz mit dem Gehirn zusammenschmelzen kann.

Die 1914 erschienene Mitteilung Hilton's über das zentrale Nervensystem des Lecythorhynchus enthält nichts von Bedeutung für die Pantopoden im allgemeinen.

---

zeigen, dass bei diesen Tieren die Trennung der Nervenmasse in Ganglien erst nach und nach erfolgt, gleichzeitig mit einer entsprechenden Trennung der Glieder des Körpers und der Trennung und dem Wachstum der Gliedmassen ...»

2. Zusammenfassung der Literaturübersicht.

Aus der Literaturübersicht geht hervor, dass das Studium des Nervensystems der Pantopoden-imagines eigentlich keine Fortschritte aufzuweisen hat seit den grossen und vorzüglichen Arbeiten Dohrns und Hoeks.

Hoek entdeckte, dass von den vorderen Teilen des zentralen Nervensystems eine grössere Anzahl von Nervenpaaren ausging, als zuvor bekannt war. Hoek hatte eine Dohrn gegenüber sehr abweichende Meinung von den Nerven und den gangliösen Nervenstämmen des Schnabels, von wo sie ausgehen und von ihrem weiteren Verlauf. Hoek glaubte diese Fragen nicht lösen zu können, da er keine deutlichen Präparatbilder erhalten konnte, und später ist es auch keinem Forscher gelungen Klarheit darüber zu erlangen, wie es sich tatsächlich damit verhalte.

Nicht einmal die von Hoek bei der Gattung Nymphon neuentdeckten Nervenpaare (siehe die Nerven Nr. 3 und die Nerven Nr. 5 weiter unten in diesem Kapitel) — das letztere auch bei der Gattung Colossendeis — sind später wiedergefunden worden, obgleich diesbezügliche Nachforschungen angestellt worden sind, u. a. von Adlerz.

Aber obgleich die Ansichten von dem tatsächlichen Bau des Nervensystems demnach recht verschieden gewesen und die gemachten Beobachtungen zum Teil keine klaren Bilder gebracht haben, ist doch die mangelhafte Kenntnis vom Nervensystem häufig mancherlei Homologisierungsversuchen, Theorien über Segmente und Extremitätenanzahl, Bau des Schnabels u. s. w. zu Grunde gelegt worden. Besonders was den Schnabel anbelangt, hat man sich in allerlei Mutmassungen über den Bau desselben erschöpft, aber ohne von der Innervation desselben sichere Kenntnis zu besitzen.

Auch den embryologischen Untersuchungen ist es nicht gelungen Klarheit in bezug auf den Bau des Nervensystems und die Anzahl Körpersegmente zu schaffen, und sie haben die Kenntnis vom Pantopodennervensystem ausser um histologische Details eigentlich nur um eine einzige bedeutende Entdeckung bereichert, nämlich die, dass die Cheliceren postoralen Ursprungs sind.

Eine für die Embryologen sehr fatale Folge des Umstandes, dass die Segmentanzahl im vorderen Körperende nicht erkannt wurde, besteht darin, dass sie dadurch eine gründlich falsche Vorstellung vom Protonymphon erhalten haben, worüber später mehr.

3. Eigene Untersuchungen.

Für diese Studien hat es natürlich in meinem Interesse gelegen, solche Formen als Untersuchungsmaterial erhalten zu können, die man

mit Recht als ursprünglich oder wenigstens in gewissen Beziehungen ursprünglich ansehen darf. Für die Lösung einer solchen Frage, wie die des Schnabelproblems, bieten wohl die Nymphoniden und die Palleniden das geeignetste Untersuchungsmaterial dar. Denn welche Ansicht man auch von der Bildung des Schnabels haben kann, so dürfte doch wohl die Lebensweise der Pantopoden unstreitbar als die Ursache der unter den Pantopoden obwaltenden Variation dieses Organs zu suchen sein, deren grosse biologische Bedeutung nicht in Abrede gestellt werden kann. Ein grosser und beweglicher, mehr oder weniger gebogener Schnabel ist meines Erachtens vermutlich als sekundär weiter fortentwickelt aufzufassen als ein kleiner und weniger beweglicher gerader; wenigstens in solchen Fällen, wo es sich um niedriger stehende Pantopoden handelt. Als relativ primitiv muss man dann wohl den Schnabel der Nymphoniden und der Palleniden ansehen, zumal, da wenigstens die Nymphoniden allgemein zu den ursprünglichsten Pantopoden gezählt werden.

Auf Grund der schwer zu überwindenden technischen Schwierigkeiten und des stark begrenzten zu Schnittserien anwendbaren frischen Materials hat meine Untersuchung auf äusserst wenige Formen beschränkt werden müssen. Doch ist auch einiges ziemlich altes, in Spiritus aufbewahrtes Material von grösseren Formen und ausserdem, obgleich diese Untersuchung vorwiegend an völlig entwickelten, geschlechtsreifen Individuen oder an Larven in sehr späten Larvenstadien ausgeführt worden ist, eine Serie früherer Entwicklungsstadien von *Boreonymphon robustum* Bell. zur Anwendung gekommen.

Wenn ich nun zu einer Besprechung des zentralen und des peripheren Nervensystems der Pantopoden übergehe, halte ich es für angemessen — um eine grosse Unterbrechung zu vermeiden, die den Zusammenhang bei der Beschreibung der vom zentralen Nervensystem ausgehenden Nerven beeinträchtigen würde — zuerst die gangliösen Nervenstämme des Schnabels zu erörtern, woran ich dann davorliegende Kleinganglien anschliesse, und wozu ich auch das Nervensystem in dem zwischen dem Schnabel und dem Mesodaeum gelegenen Teil des Stomodaeums rechne. Der Kürze halber will ich die obere Schlundganglienmasse das Gehirn und die untere Schlundganglienmasse (= 1. Thoracalganglion, Hoek = 1. Bauchganglion, Dohrn) das untere Schlundganglion nennen.

Die gangliösen Nervenstämme des Schnabels und die vor diesen (d. h. näher an der äussersten Spitze des Schnabels) befindlichen Kleinganglien.

Kein früherer Beobachter hat die Kleinganglien wahrgenommen, und nur Hoek hat den allervordersten Teil der gangliösen Nervenstämme beobachtet. Die meisten Forscher sind der Meinung gewesen, dass die

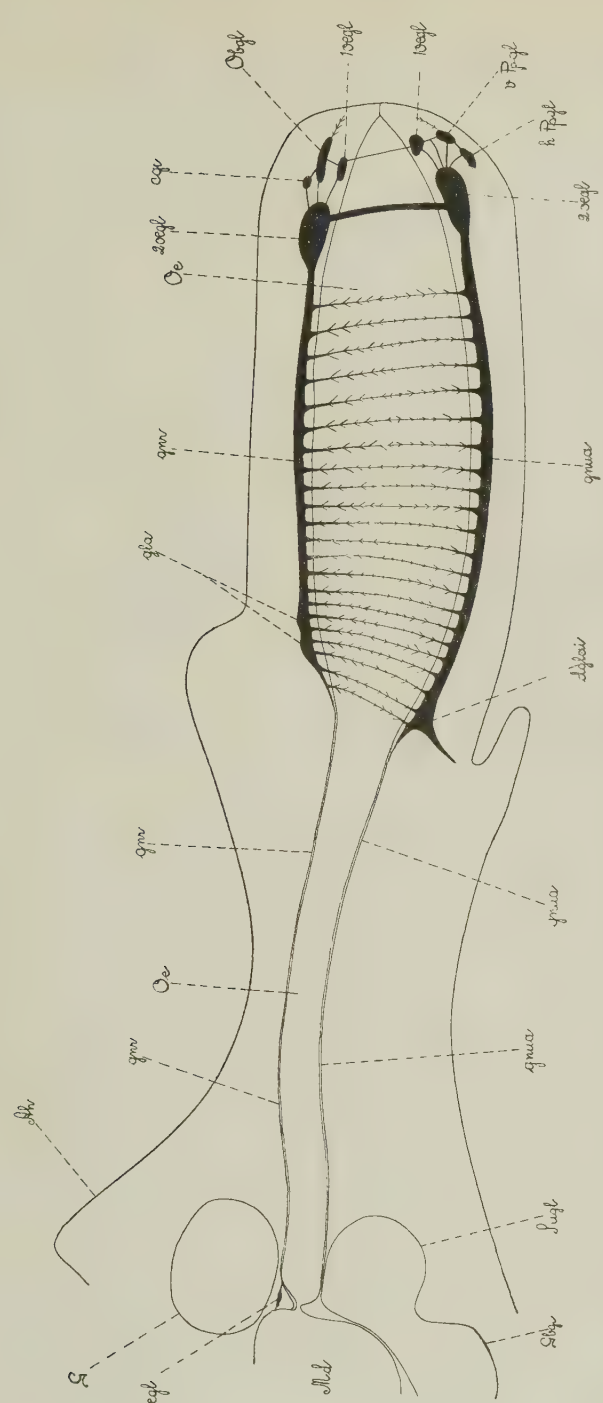
Nervenstämme mit den grossen Schnabelganglien anfangen (bezw. endigen) (siehe die Historik und *2 oegl* Textfig. 4), aber keiner hat von hier aus diese Nervenstämme bis ganz an den Schlundring heran genau verfolgt, und keiner hat gesehen, ob sie hinter diesem fortlaufen, vielmehr scheinen die Ansichten der meisten Forscher darin mit derjenigen Dohrns übereinzustimmen, dass die "Nervenstämme" der obere im Gehirn, der untere in der vordersten, dorsalen Partie des unteren Schlundganglions ihren Ursprung haben.

Ein eingehendes Studium müsste der Entstehung und der Entwicklung dieser eigentümlichen "Nervenstämme" gewidmet werden, selbst wenn man mit recht grosser Sicherheit voraussagen könnte, dass weitere Untersuchungen dazu führen müssten sie mit Hoek wenigstens hauptsächlich als eine Spezialisierung und Entwicklung des von Hoek besonders bei Colossendeis nachgewiesenen, sehr reichen Ganglienzellenplexus an der Innenseite des Körperepithels aufzufassen. Eine Auffassung, die wie mir scheint, in meinen Beobachtungen eine starke Stütze findet.

Dass es sich um ein Nervensystem handelt, das Hand in Hand mit der Schnabelbildung eine höchst bedeutende sekundäre Entwicklung durchgemacht hat, ist ja ganz klar, und dies hat zur Folge, dass man erwarten kann, dass dasselbe eine Mannigfaltigkeit von Variationen bei verschiedenen, in der Schnabelkonstruktion mehr oder weniger von einander abweichenden Pantopodenarten aufzuweisen haben werde.

Wie sowohl aus Hoeks als auch aus Dohrns Arbeiten hervorgeht, sind solche Variationen auch tatsächlich angegeben worden, obgleich Hoek und Dohrn der Meinung waren, dass man dennoch einen gewissen gemeinsamen Plan für das Nervensystem des Schnabels wahrnehmen könne. Es ist sehr möglich und wahrscheinlich, dass man sogar weitgehende Generalisierungen machen kann, obwohl die ebenerwähnten Verfasser in der Hinsicht beide viel zu kühn gewesen sind. Was die ursprünglicheren Typen anbelangt, so stimmen sie immerhin in der Hauptsache mit einander überein, obgleich die Details in bezug auf die Grösse der Ganglien und die Grösse, Form und Anzahl der gangliösen Anschwellungen sehr wechselnd zu sein scheinen. Über die mehr umgewandelten Arten will ich mich nicht äussern, da die derzeitige Beschränkung meines Untersuchungsmaterials mir nicht gestattete Beobachtungen über dieselben zu machen.

Da ich indessen, wie gesagt, beobachtet habe, wie grosse Detailunterschiede zwischen verschiedenen Arten vorkommen, und da mir ein gar zu beschränktes Material zur Verfügung gestanden hat um eine vergleichende Untersuchung in bezug auf dieses interessante Nervensystem auszuführen, ist mein nächstes Ziel gewesen, dasselbe zunächst bei einer Art zu studieren, die einen so deutlichen und relativ ursprünglichen Bau des Schnabelnervensystems darbieten konnte, dass man sie als Ausgangspunkt für weitere Forschungen würde gebrauchen können.



Textfig. 4.

Nymphon brevirostre Hodge. Die gangliösen Nervenstämme des oberen und eines unteren Schnabelantimers mit davor liegenden Kleinganglien. *Ah* — Augenhügel; *G* — Gehirn; *Sugl* — die suboesophageale Ganglienmasse = das untere Schlundganglion; *1 Obgl* — Ganglion des ersten Gangbeinpaares; *Oe* — Oesophagus; *Obgl* — Oberlippenganglion; *cgl* — ganglióse Anschwellung inmitten der Kommissur zwischen den Oberlippenganglien; *1 oegl* — erstes Oesophagealganglion; *2 oegl* — zweites Oesophagealganglion; *gnv* — der ganglióse Nervenstamm des oberen Antimers; *gnma* — der ganglióse Nervenstamm eines unteren Antimers; *Pygl* (*r* und *l*) — vorderes, resp. hinteres Pedipalpganglion; *gla* — die ganglióse Anschwellungen des Nervenstammes dicht vor der Insertion des oberen Antimers; *dgldv* — dreieckige ganglióse Anschwellung des Nervenstammes bei der Insertion des unteren Schnabelantimers; *1oegl* — letztes Ganglion des Nervenstammes des oberen Antimers; *Md* — Mitteldarm.

Eine solche Art glaube ich in Nymphon brevirostre gefunden zu haben, deren Schnabelnervensystem mir sehr instruktiv zu sein scheint und von dem es mir recht gut gelungen ist deutliche Präparate zu erhalten. Für die wichtigste Aufgabe meiner Untersuchung, die darin bestand, wenn möglich die so viel umstrittene Frage von den Verwandtschaftsverhältnissen der Pantopoden zu anderen Arthropodengruppen zu lösen, ist es natürlich auch am bedeutungsvollsten das Nervensystem an so primitiven Pantopoden wie möglich zu studieren.

Die gangliösen Nervenstämme und davor liegenden Kleinganglien des Schnabels bei *Nymphon brevirostre* Hodge (siehe Textfig. 4).

I. Der gangliöse Nervenstamm des oberen Schnabelantimers und vor dem Nervenstamm gelegene Kleinganglien.

Für die Beschreibung eines so komplizierten und in verschiedenen Teilen so verschieden entwickelten Nervensystems wird es am besten sein, es in folgende Unterabteilungen einzuteilen, deren Bezeichnungen sich ebenso wohl für die entsprechenden Nervenstämme in den unteren Antimeren eignen.

A. Der vorderste, aus Kleinganglien bestehende Teil, welcher derjenigen Partie des Schnabels angehört, die die Mundhöhle umgibt.

B. Der darauffolgende, vordere oesophageale Teil, der sich nach hinten bis an die Insertion des Schnabels erstreckt.

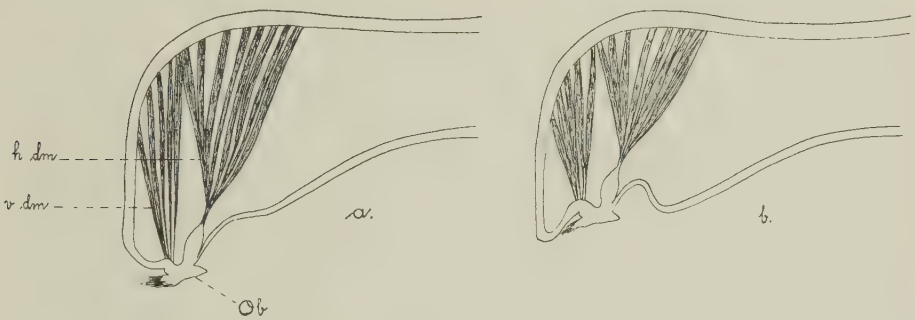
C. Die Abteilung von der Schnabelinsertion bis zur Grenze zwischen Stomodaeum und Mesodaeum.

Abteilung **A.** — Da ich hier von Oberlippenganglien sprechen werde, will ich zuerst erklären, was ich mit der Oberlippe der Pantopoden meine.

Dohrn hat bekanntlich den Ausdruck "Lippe" für den nach seiner Meinung wie eine doppelte Hautfalte gebildeten, gewöhnlich nach vorn gerichteten, mit einem besonderen Muskel versehenen Teil der Schnabelspitze angewendet, der ganz vorn unter anderem dazu dient, beim Öffnen und Schliessen des Mundes mitzuwirken. Als nicht zur Lippe gehörig betrachtete er die von ihm "oberer Verschluss des inneren Schnabelgerüstes" genannte Partie, deren Cuticula jedoch nach Dohrn durch eine feste und dicke, kontinuierliche Cuticula mit derjenigen der Oberlippe vereinigt ist (siehe Dohrn Taf. X, *a*, Fig. 14, 15).

Die Oberlippe und dieser "Verschluss" (Dohrn) bilden aber ein unbeweglich miteinander verbundenes, festes Stück, das von Partien mit biegsamer und dünner Cuticula umgeben ist (siehe Textfig. 5 und Taf. X, Fig. 5), und es scheint mir darum weit natürlicher dieses ganze bewegliche Stück als Lippe zu bezeichnen.

Diese kleine Abteilung A (siehe Textfig. 4, 6) besteht aus einem Paar Ganglien, deren vorderste Ganglienzellen gleich innerhalb der Hypodermis der Schnabelspitze, mit welcher sie in Verbindung stehen, liegen. Diese vordersten Ganglien, welche ich die Oberlippenganglien nenne, sind recht langgestreckt, dünn, von einer dorsoventral abgeplatteten, aber im übrigen sehr unregelmässigen Form. Von denselben entspringen Nervenfasern nach der Hypodermis der Schnabelspitze und der Oberlippe und nach der Oberlippenmuskulatur. Die Voderteile dieser Ganglien sind ziemlich weit von einander getrennt und liegen dicht an den lateralen Fasern der vordersten Schnabelmuskulatur. Einige ihrer Ganglienzellen sind sogar zwischen diesen Muskelfasern eingeschoben (Taf. IX, Fig. 2). Nach hinten nähern sich die Ganglien einander etwas (Textfig. 6), indem sie sich, ein jedes natürlich auf seiner Seite des Schnabelantimers, längs der Aussenseite der Dilatatoren der Mundhöhle fortsetzen. Die Ober-



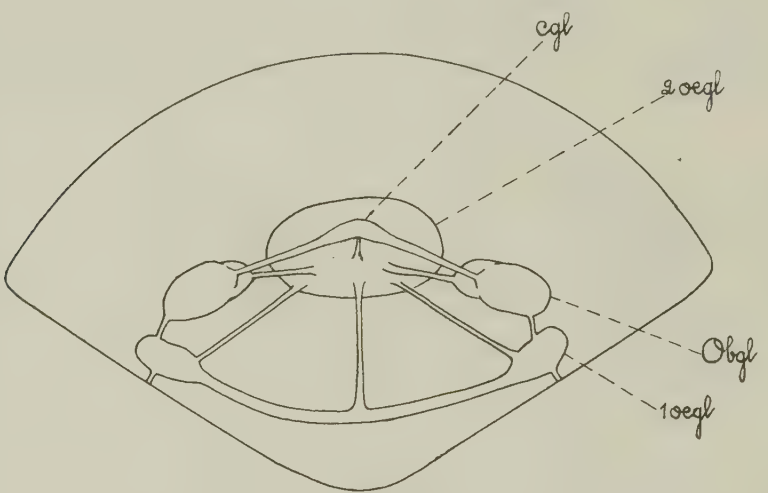
Textfig. 5.
Nymphon grossipes-mixtum Kr. Die Spitze des oberen Schnabelantimers mit der Oberlippe — *Ob* — und ihren beiden Muskeln (= Dilatatoren der Mundhöhle) — *dm* (*v* und *h*); a) mit schlaffen — b) mit zusammengezogenen Dilatatoren.

lippenganglien stehen an ihrer ventralen Aussenseite mit dem ersten Oesophagealganglion in Verbindung, aber eine selbständige Konnektivverbindung zwischen den Oberlippenganglien und Ganglien in den beiden unteren Schnabelantimeren habe ich nicht wahrnehmen können.

Die kommissuralen Nervenfasern, oder feinen Nervenfaserbündel zwischen den beiden Oberlippenganglien habe ich freilich beobachtet, aber es ist mir nicht gelungen sie vollständig zu verfolgen, dagegen sind die die Kommissur wahrscheinlich begleitenden Zellen, die auf Querschnitten durch die Schnabelspitze (siehe Taf. IX, Fig. 2) aussehen wie ein unregelmässiges Band von muskelfaserinnervierenden Ganglienzellen, deutlich zu sehen. Diese also gangliöse Kommissur verläuft ungefähr von der Mitte der Oberlippenganglien nach einer kleinen, mehr dorsal, in der Mittellinie des Antimers befindlichen gangliösen Anschwellung, welche mit einem besonderen, unpaarigen Konnektiv (siehe Taf. IX, Fig. 3 und Textfig. 4 und 6) mit dem zweiten Oesophagealganglion in Verbindung steht.

Ein bei N. breviostre ziemlich kurzes aber kräftiges und mit Ganglienzellen versehenes Konnektivpaar verbindet die Oberlippenganglien mit dem zweiten Oesophagealganglion.

Dies sind die gröberen Züge des komplizierten Nervensystems der Schnabelspitze. Um ein völlig klares Bild von der intimen Verbindung zwischen dem Körperepithel (= Hypodermis) und diesen Ganglienzellensammlungen zu erhalten, und dies gilt nicht nur von der Schnabelspitze, sondern von dem ganzen Schnabel und dem Stomodaeum, ist eine an dazu geeignetem Material ausgeführte Spezial-Untersuchung erforderlich, welche wohl manches von Interesse darbieten würde.



Textfig. 6.
Nymphon brevirostre Hodge. Die vor den gangliösen Nervenstämmen gelegenen Kleinganglien des oberen Schnabelantimers von der Spitze des Antimers gesehen. *Obgl* — Oberlippenganglion; *cgl* gangliöse Anschwellung an der Kommissur zwischen den Oberlippenganglien; *1 oegl* — erstes Oesophagealganglion; 2 *oegl* — zweites Oesophagealganglion.

Abteilung **B.** = Der vordere Teil des gangliösen Nervenstammes nebst einem Kleinganglion, dem ersten Oesophagealganglion (Textfig. 4).

Die Abteil. B beginnt mit dem ersten Oesophagealganglion, das sich, unmittelbar innerhalb des Stomodaeumepithels, wie eine Brücke dicht hinter der Oberlippe quer über das Antimer erstreckt (Textfig. 6 und 4). Man kann annehmen, dass es sich hier, ebenso wie es beim ersten Anblick mit den Oberlippenganglien der Fall zu sein schien, um ein Ganglienpaar handelt, dessen beide unregelmässig geformte Ganglien nur durch Ganglienzellen mit einander verbunden zu sein scheinen, da die Kommissur reichlich von solchen umgeben ist. Hier sind die Verhältnisse nämlich undeutlicher und die Ganglien weniger distinkt von der gangliösen Kommissur abgesetzt, als die Oberlippenganglien es waren. Ein jedes dieser kleinen Ganglien, die bei dieser Pantopodenart ebenso

klein, oder etwas kleiner sind als die Oberlippenganglien, scheint mit der Hypodermis in intimer Verbindung zu stehen, aber ausserdem innervieren sie jedes je einen Muskel von einem Muskelpaar. — Diese Muskeln liegen an den Seiten des Antimers und die Muskelfasern, die nahezu mit der Längsrichtung des Schnabels parallel laufen, heften sich an die Schnabelspitze und gehen von da in etwas schräger Richtung nach dem vordersten Teil des Oesophagus.

Es wurde zuvor erwähnt, dass dieses Ganglienpaar mit den Oberlippenganglien in Konnektivverbindung stehe. Ausser dieser ist eine ähnliche Verbindung zwischen ihnen und dem ersten Oesophagealganglion im rechten, resp. linken der unteren Antimeren vorhanden und ausserdem mindestens drei Konnektive — je eines von jedem der beiden Ganglien und eines von der gangliösen Kommissur (siehe Textfig. 4 und 6 und Taf. IX, Fig. 3). — Konnektive nach dem zweiten Oesophagealganglion des oberen Antimers.

Das zweite Oesophagealganglion (Taf. IX, Fig. 1, 3; Textfig. 4 und 6), das Dohrn u. a. als das vorderste Ganglion des Schnabels erwähnen, ist bei allen bisher anatomisch untersuchten Pantopodenarten, vielleicht mit Ausnahme von Pycnogonum, das grösste Ganglion des Schnabels.

Und auch bei N. brevirostre ist es das grösste, zum Schnabelnervensystem gehörende Ganglion. Das Ganglion besteht aus einem Mantel von Ganglienzellen, am kräftigsten entwickelt auf der äusseren, also der dorsalen Seite, welcher Mantel eine zentrale Partie von Nervenfasern umschliesst, von welchen man mehrere Faserbündel durch das Ganglion passieren sieht. Auf Sagittalschnitten zeigt das Ganglion eine rhomboidische Form und auf Querschnitten ungefähr die Form eines niedrigen Paralleltrapezes, das nach innen gegen das Stomodaeumepithel zu am breitesten ist.

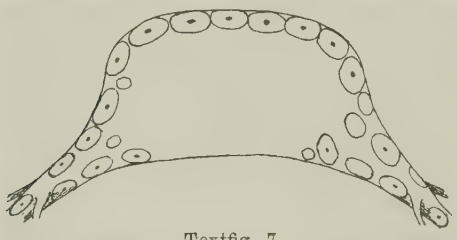
Das Ganglion innerviert die neben demselben befindlichen Partien der Muskulatur des Schnabels, wie dies zuvor Dohrn und andere erkannt und beschrieben haben. Auf die Innervation der Muskeln des Schnabels und des Oesophagus werde ich bei der weiteren Beschreibung des Schnabelnervensystems nicht eingehen, sofern sie nicht etwas besonders Bemerkenswertes zeigt. Und zwar darum, weil es schon zuvor bekannt ist, dass dieses Nervensystem die Innervation des im Zusammenhang mit der Schnabelentwicklung differenzierten Muskelsystems besorgt.

Die Verbindungen des Ganglions mit davorliegenden Nervenelementen sind die oben beschriebenen, ausserdem steht es mittels eines besonders breiten, spärlich mit Ganglienzellen belegten Konnektivs (siehe Textfig. 4, 13 und Taf. IX, Fig. 4) mit entsprechenden Ganglien in den unteren Antimeren in Verbindung.

Hier möchte ich die Bemerkung einschalten, dass ich erst bei der Besprechung der Schnabelnerven (Schnabelnerven im Gegensatz zu gangliösen Nervenstämmen) das Verhältnis derselben zu dem Nervensystem, um das es sich nun handelt, erörtern werde.

Nach hinten, nach dem zweiten Oesophagealganglion, wird der gangliöse Nervenstamm des oberen Antimers fortgesetzt durch den Teil desselben, der eine solche Benennung erst recht verdient. Der Nervenstamm (Textfig. 4; Taf. IX, Fig. 1) ist hier in seiner allervordersten, sehr kurzen Partie relativ dünn, wird darauf schnell dicker und setzt sich nach hinten fort, um schliesslich dicht vor der Schnabelinsertion am dicksten und mit zwei recht deutlichen gangliösen Anschwellungen versehen zu werden, deren Entstehung durch die an diesem Teil des Schnabels reichlicher entwickelte Muskulatur veranlasst ist.

Der Nervenstamm (siehe den Querschnitt, Textfig. 7) ist an der Aussenseite glatt, und ausser den Anschwellungen an der Schnabelbasis hat er auch einige schwach markierte Einbuchtungen vor diesem, die dadurch verursacht werden, dass die dorsale Ganglienzellenschicht in gewissen Abschnitten unvollständig ist. Die Seitenteile sind mit zerstreuten Ganglienzellen versehen und von den Seiten ziehen gangliöse Konnektive nach den in demselben Abstand von der Schnabelspitze gelegenen Nervenstammpartien der unteren Antimeren. Von den Konnektiven gehen feinere Nerven aus, welche wenigstens zum grössten Teil motorisch sind. Diese Konnektive sind anfänglich nicht so dicht, liegen aber nach hinten näher an einander und sind oft sehr schwer zu unterscheiden, obgleich sie am ganzen "Reusenapparat" (Dohrn) entlang regelmässig angeordnet sind. Bei dieser Art (N. brevirostre) ist es mir gelungen 22 solche Konnektivpaare zu konstatieren (siehe Textfig. 4). Die beiden hintersten finden sich hinter den eben beschriebenen dicken, gangliösen Anschwellungen dicht vor der Schnabelinsertion. Hinter diesen Anschwellungen wird der gangliöse Nervenstamm sehr rasch schmäler.



Textfig. 7.
N. grossipes-mixtum. Querschnitt durch den gangliösen Nervenstamm, wo ein Paar gangliöser Konnektive ausgeht.

An meinem Material ist es mir nicht gelungen hinreichend gute Bilder zu erhalten um das Verhältnis zwischen der Innenseite der Nervenstämme und den zwischen dieser und der Cuticula des Oesophagus befindlichen Geweben mit Bestimmtheit klarlegen zu können, weshalb ich ganz davon absehe mich darüber zu äussern.

Abteilung C nimmt ihren Anfang bei der Schnabelinsertion nach dem letzten und kleinsten der um den Reusenapparat laufenden Konnektivringe, die unter Abteilung B beschrieben werden.

Es ist hier vielleicht angebracht noch einmal hervorzuheben, dass die Einteilung in drei Teile, die ich von dem speziellen Schnabelnervensystem und dem Nervensystem des Oesophagus gemacht habe, nur dazu dient die Beschreibung zu erleichtern. Bei der untersuchten Nymphonart

ist meine Einteilung auch insofern angemessen, als sich der sog. Reusenapparat nicht weiter nach hinten erstreckt, als bis zur Schnabelinsertion, aber bei der Gattung Pallene z. B. fallen bekanntlich diese Grenzen nicht zusammen, sondern der Reusenapparat setzt sich ziemlich weit in den "Hals" hinein und demnach bedeutend hinter die Insertion des Schnabels fort.

Hinter dem Reusenapparat scheint bei Nymphon brevirostre der Nervenstamm ganz aufzuhören, aber man kann doch sagen, dass er sich nach hinten fortsetzt bis zu der Stelle, wo der Oesophagus nach seiner charakteristischen Biegung in den Mitteldarm mündet (Textfig. 4; Taf. X, Fig. 8, *Oemü,* und Taf. XI, Fig. 16, *umb*). Diese Fortzetzung besteht allerdings nur aus sehr schwachen Nervenfaserbündeln und spärlich zerstreuten Ganglienzellen.

Gerade an der Aussenseite der eigentlichen Biegungsstelle des Oesophagus liegt eine kleine Ganglienzellensammlung auf jeder Seite der dorsalen Partie der Biegung. Dieses kleine Ganglienpaar (Taf. IX, Fig. 1; Textfig. 4, *loegl*), das den Abschluss des gangliösen Nervenstammes des Schnabelantimers bildet, steht wie die vorhergehenden zum speziellen Nervensystem des Schnabels und des Stomodaeums gehörenden Ganglienzellen in intimer Verbindung mit der Wand des Stomodaeums, innerviert aber ausserdem das bei Nymphon brevirostre schwach entwickelte Längsmuskelbündel, ein Derivat der ursprünglichen den Schlundring durchdringenden Muskulatur des Stomodaeums.

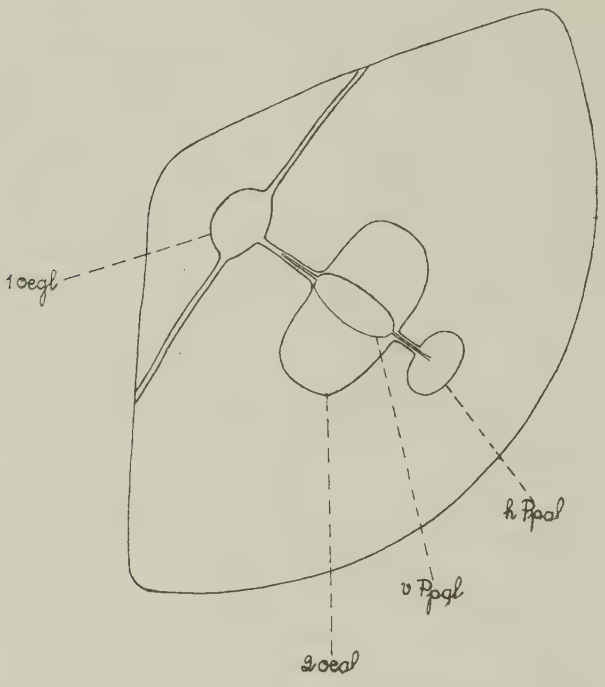
II. Der gangliöse Nervenstamm in einem der unteren Schnabelantimeren.

Die beiden unteren Schnabelantimeren sind in ihrem anatomischen Bau einander gleich.

Abteilung **A** (Textfig. 4 und 8; Taf. IX, Fig. 4, Taf. X, Fig. 9). Ebenso wie im oberen Antimer ein paar kleine Ganglien vorlagen, welche die Muskulatur der Oberlippe innervierten, befinden sich auch hier zwei ebenfalls kleine Ganglien, welche das bewegliche Stück der Schnabelspitze im unteren Antimer innervieren. Dieses bewegliche Stück (nach Dohrn Lippe) an der Spitze eines unteren Schnabelantimers nenne ich — einstweilen ohne nähere Motivierung — Pedipalpe, und die dazugehörenden Ganglien nenne ich Pedipalpganglien.

Die Lage der Pedipalpganglien im Verhältnis zur Schnabelspitze ist etwas verschieden von der der Oberlippenganglien, indem sie näher dem zweiten Oesophagealganglion und etwas näher der Aussenseite des Antimers liegen und nicht in ebenso naher Verbindung mit der Hypodermis stehen, wie es die Oberlippenganglien taten. Ihre Lage im Verhältnis zu einander ist eine ganz andere als die der Oberlippenganglien, welch

letztere ein Ganglienpaar bildeten, denn die Pedipalpganglien sind median und bestehen aus einem vorderen und einem hinteren Ganglion, die durch ein gangliöses Konnektiv verbunden sind. Das vordere Ganglion innerviert den vorderen der beiden Muskeln der Pedipalpe, das hintere Ganglion den hinteren Muskel. Dieses hintere Ganglion liegt bei dem zweiten Oesophagealganglion und zum Teil über dem vordersten Teil desselben. Die Pedipalpganglien stehen durch je ein Konnektiv in Verbindung mit dem zweiten Oesophagealganglion (Taf. X, Fig. 9, Textfig. 4 und 8),



Textfig. 8.
N. brevirostre. Die vor dem gangliösen Nervenstamm gelegenen Kleinganglien eines unteren Schnabelantimers von der Spitze des Antimers gesehen. *Ppgl* (*v* und *h*) — vorderes, resp. hinteres Pedipalpganglion; *1 oegl* — 1 Oesophagealganglion; *2 oegl* — 2 Oesophagealganglion.

und das vordere verbindet sich ausserdem durch ein Konnektiv mit dem ersten Oesophagealganglion (Taf. IX, Fig. 4 und Textfig. 4 und 8).

Abteilung **B.** Das erste Oesophagealganglion (Taf. IX, Fig. 4) ist ganz verschieden von demjenigen im oberen Antimer, weil es hier aus einem unpaarigen gedrungeneren, median gelegenen, unregelmässig geformten Ganglion besteht, das durch zwei mediane Konnektive mit dem zweiten Oesophagealganglion in Verbindung steht und durch ein Konnektiv mit dem vorderen der Pedipalpganglien verbunden ist. Doch hat es vielleicht auch hier etwas von einer Brückenform, und zwar darum,

weil die von den Seiten des Ganglions ausgehenden Konnektive nach dem ersten Oesophagealganglion der zwei übrigen Antimeren ziemlich stark entwickelt sind. Die Konnektive innervieren nämlich die entsprechenden, obgleich im unteren Antimer nicht ebenso stark entwickelten Muskeln, die im oberen Antimer von dem ersten Oesophagealganglion des Antimers innerviert wurden.

Zwischen dem zweiten Oesophagealganglion im oberen und unteren Antimer sind, wie aus dem oben gesagten hervorgeht, bezüglich der ausgehenden Konnektive einige Abweichungen vorhanden. Diese Abweichungen beschränken sich nicht nur auf die vorderste Partie des Ganglions, sondern treten noch merklicher gegen die Mittelpartie auf, weil die breite Verbindung mit dem entsprechenden Ganglion des oberen Antimers etwas hinter der Mitte beginnt, während die vom zweiten Oesophagealganglion des oberen Antimers ungefähr zwischen der Mitte des Ganglions und dem vordersten Teil desselben ausgeht (siehe Taf. IX, Fig. 1, 4 und Textfig. 4).

Weil ein unteres Schnabelantimer bei allen von mir untersuchten Pantopoden etwas grösser ist als das obere, ist auch der hinter dem zweiten Oesophagealganglion fortlaufende Nervenstamm des unteren Antimers mit seinen Konnektiven etwas kräftiger entwickelt, obwohl er sonst in seiner vorderen Partie keine von denen des oberen Antimers abweichende Züge in seinem anatomischen Bau aufweist.

Die Abteilung B erstreckt sich indessen weiter nach hinten als dieselbe Abteilung des oberen Antimers, weil die untere Insertion des Schnabels weiter nach hinten gelegen ist als die obere. Diese Abteilung umfasst auch hier die sämtlichen von mir beobachteten Konnektive und Kommissuren nach dem oberen, bezw. unteren Antimer. Bei der Schnabelinsertion ist der Nervenstamm kräftiger angeschwollen, als er es im oberen Antimer war, und diese Anschwellung zeigt auf Sagittalschnitten eine charakteristische Dreieckform, weil die Ganglienpartie, welche die an der Aussenseite der Schnabelbasis befestigten Muskeln innerviert, sich gegen diese herunterschiebt (siehe *dglai* Taf. X, Fig. 6 und Textfig. 4).

Abteilung C. Diese besteht bei unserer Art nur aus zerstreuten Ganglienzellen, die an keiner Stelle ein Ganglion bilden, obwohl sie an der Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm leichter zu entdecken sind, weil sie hier etwas, wenngleich kaum merkbar, zahlreicher sind.

Dies sind meine Beobachtungen an den sog. gangliösen Nervenstämmen bei Nymphon brevirostre.

Von diesen ganzen für die Pantopoden kennzeichnenden Nervensystem sind vorher nur die vordersten Teile von Abteilung B bekannt

gewesen, und nur HOEK hat wahrscheinlich das erste Oesophagealganglion im oberen Antimer gesehen, aus welchem er, allem Anschein nach ohne nähere Untersuchung, die Schlussfolgerung gezogen hat, dass demselben identisch gleiche Ganglien in den unteren Antimeren entsprechen. HOEK, obwohl der beste Kenner des Nervensystems der Pantopoden, teilte nämlich die übliche Auffassung, dass die drei Schnabelantimeren sich in bezug auf das Nervensystem unter einander gleich verhielten.

Eines der Resultate, das meine Untersuchung alsbald ergab, ist indessen die Feststellung, dass das Nervensystem des oberen Schnabelantimers keineswegs mit einem von denjenigen der unter einander gleichen, unteren Antimeren identisch ist.

Ein anderes Resultat ist der Nachweis einiger Tatsachen, die darauf hindeuten, dass das obere Schnabelantimer aus einer ursprünglich paarigen Anlage gebildet ist. Dies scheinen nämlich die, sowohl in der vordersten als auch in der hintersten Abteilung des gangliösen Nervenstammes des oberen Antimers paarig auftretenden Kleinganglien anzudeuten, zu welcher Paarigkeit ein Gegenstück in den unteren Antimeren gänzlich fehlt.

Da ich eine relativ primitive Pantopodenform untersucht habe, sind natürlich diese Resultate — Verschiedenheit zwischen dem Nervensystem des oberen und des unteren Antimers und paariges Auftreten gewisser Ganglien des oberen Antimers — für die Pantopoden überhaupt gültig, und ich bin der Ansicht, dass das bei Nymphon brevirostre beschriebene Nervensystem als Ausgangspunkt für fernere vergleichende, anatomische Untersuchungen auf diesem Gebiet dienen kann.

Was dagegen die Frage nach der Lage und der mehr oder weniger starken Entwicklung der Ganglien und der gangliösen Anschwellungen anbelangt, so möchte ich nochmals hervorheben, dass man mit allen Generalisierungen sehr vorsichtig sein muss. So viel ist gewiss, dass die vielen und grossen Abweichungen des Schnabels und des Oesophagus, bei verschiedenen Arten, für die Entwicklung der gangliösen Nervenstämme eine sehr grosse und entscheidende Rolle spielen.

Betrachtet man z. B. Fig. 8, Taf. X von Anoplodactylus petiolatus KR., so findet man, dass die Abteilung C besonders kurz, aber ziemlich stark entwickelt ist, was zum Teil darauf beruht, dass der Oesophagus, wie aus Fig. 8 ersichtlich, hier augenscheinlich kräftiger entwickelt ist, während es ausserdem hauptsächlich die Abteilung C ist, die bei A. petiolatus die an der Schnabelbasis nach dem Oesophagus gehende kräftigere Muskulatur innerviert. Dagegen sind keine besonderen Ganglien an der Mündung des Oesophagus in das Mesodaeum zu sehen, u. a. weil der Muskel der den Schlundring durchdringt, bei diesem Pantopoden, wenigstens an dem von mir in Schnittserien zerlegten Exemplar, nur aus einem einzigen Paar Muskelfasern besteht (siehe *m*, Taf. XI, Fig. 17),

der mit seinem hinteren Ende dorsal vom Darm an Bindegewebe angeheftet ist.

Es kann von Interesse sein, diesen Muskelansatz zu erwähnen, weil er beweist, dass es auch in bezug auf dieses kleine Detail gefährlich ist zu generalisieren, wie es Dohrn gerade hinsichtlich dieses Muskels getan hat, indem er hervorhob, dass derselbe bei den Pantopoden von der Schnabelbasis durch den Schlundring nach der Körperwand gehe und dort angeheftet sei. Bei diesem A. petiolatus-Exemplar stellte sich indessen heraus, dass es sich in dieser Beziehung etwas abweichend verhielt.

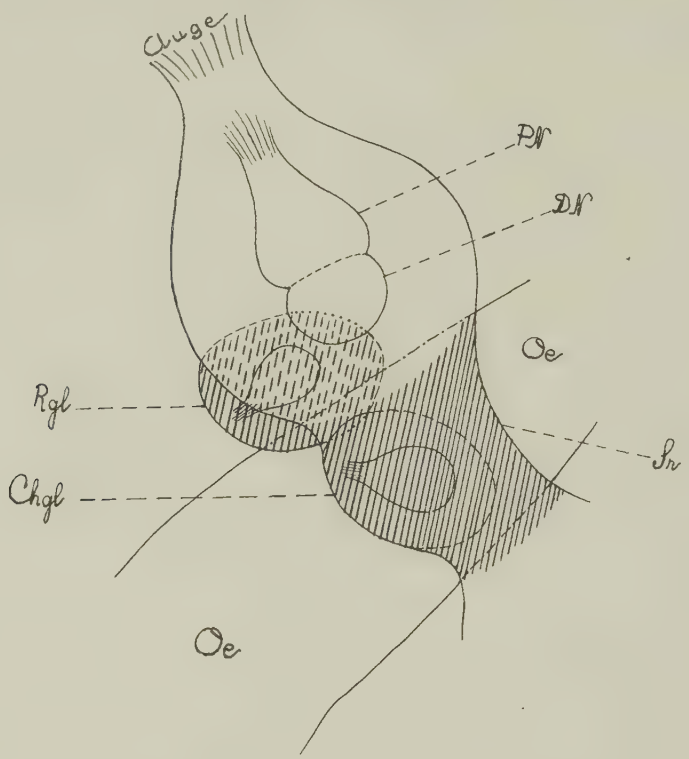
Bei *Colossendeis proboscidea* Sab. (siehe Taf. X, Fig. 10) ist, wie ja nach der starken durch den Schlundring gehenden Muskulatur und nach der mächtigen Entwicklung des Oesophagus zu erwarten war, das Nervensystem an der hinteren Oesophagusmündung sehr reich entwickelt; aus letzterer Ursache auch in den unteren Antimeren. An der vorderen, dorsalen Aussenseite der Biegung an der Oesophagusmündung liegt ein Doppelganglion und für jeden der unteren Antimeren eine an den lateralen Teilen der Biegung gelegene gangliöse Anschwellung. Das aus zwei Ganglien (dem letzten Ganglienpaar der Abt. C) zusammengeschmolzene Doppelganglion des oberen Antimers steht mittels Konnektive mit den gangliösen Anschwellungen der unteren Antimeren in Verbindung, welche mittels einer Kommissur mit einander verbunden sind. Demnach befindet sich bei Colossendeis proboscidea Sab. der letzte von allen Nervenringen des Schnabelnervensystems an der Mündung des Oesophagus im Mitteldarm.

Das Gehirn und das untere Schlundganglion nebst den von ihnen ausgehenden Nerven.

Bei meiner Untersuchung dieser Abteilung des Nervensystems der Pantopoden gilt es vor allem zu konstatieren, wie viele Nerven oder Nervenpaare vom Gehirn und dem unteren Schlundganglion ausgehen, und die morphologische Bedeutung dieser Nervenpaare und ihrer Zentren im zentralen Nervensystem zu eruieren. Ferner habe ich mich darum bemüht die von Hoek beobachteten Nerven (siehe die Historik) wiederzufinden, sowie die Nerven bis zu den Körperteilen, die sie innervieren, zu verfolgen und ausserdem zu untersuchen, welches Verhältnis zwischen den gangliösen Nervenstämmen des Schnabels und dem zentralen Nervensystem obwaltet.

Als Typen wähle ich *Nymphon grossipes-mixtum* Kr. für die Beschreibung des zentralen Nervensystems und den Austritt der Nerven aus demselben, und *Nymphon brevirostre* Hodge für die Beschreibung des weiteren Verlaufes der Nerven. Die Wahl von zwei Formen für die

folgende Beschreibung geschah aus technischen Gründen. Von N. grossipes-mixtum ist es mir gelungen eine vollständige und im grossen ganzen so gute Horizontalschnittserie zu erhalten, dass von den einschlägigen Verhältnissen das meiste an derselben beobachtet werden konnte. Dieser Typus gewährt auch den Vorteil, dass ich bei demselben die grösste von mir beobachtete Anzahl vom zentralen Nervensystem ausgehenden Nerven gefunden habe. Nach der Beschreibung des fraglichen Teils des



Textfig. 9.
Boreonymphon robustum Bell. Gehirn einer Larve in einem Stadium zwischen dem Protonymphonstadium und dem Stadium in Textfig. 19. Vorderhirn unschraffiert; Hinterhirn schraffiert; *PN* — Neuropilemmasse des Protocerebrums; *DN* — Neuropilemmasse des Deutocerebrums; *Sr* — Schlundring; *Rgl* — Rostralganglion mit Neuropilemkern; *Chgl* — Chelicerganglion mit Neuropilemkern; *Oe* — Oesophagus.

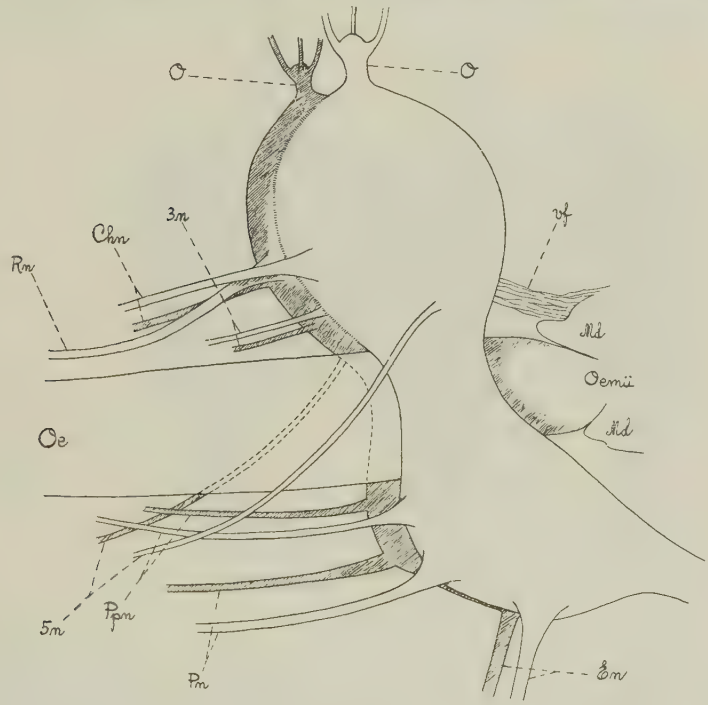
Nervensystems bei diesen zwei Typen, erwähne ich die Abweichungen, die ich bei einigen anderen Pantopodenarten beobachtet habe.

I. Das Gehirn und die von demselben ausgehenden Nerven.

Das Gehirn liegt ungefähr gerade unter dem Augenhügel (Taf. IX, Fig. 1) und zwar in dem Verhältnis zum unteren Schlundganglion, das

diese Photographie und die Photographie von Boreonymphon robustum Bell aufweist (Taf. XII, Fig. 20), obgleich der Schlundring bei dieser Art enger ist als bei Nymphon.

Das Gehirn ist durchaus nicht so einheitlich wie früher angenommen wurde, sondern besteht aus zwei in früheren Larvenstadien leichter zu unterscheidenden Partien, dem Vorderhirn und dem Hinterhirn (Textfig. 9). Vom Vorderhirn, das eine vordere und eine hintere Neuropilem-



Textfig. 10.
Nymphon grossipes-mixtum. Das Gehirn und das untere Schlundganglion mit den davon ausgehenden Nerven. *Oe* — Oesophagus; *Oe mü* — Oesophagus-Mündung in den Mitteldarm — *Md; O* — Sehnerv; *Rn* — Rostralnerv; *3 n* — Nerv Nr. 3; *Chn* — Chelicernerv; *5 n* — Nerv Nr. 5; *Ppn* — Pedipalpnerv; *Pn* — Palpnerv; *En* — Eierträgernerv; *vf* — viscerale Nervenfaserbündel.

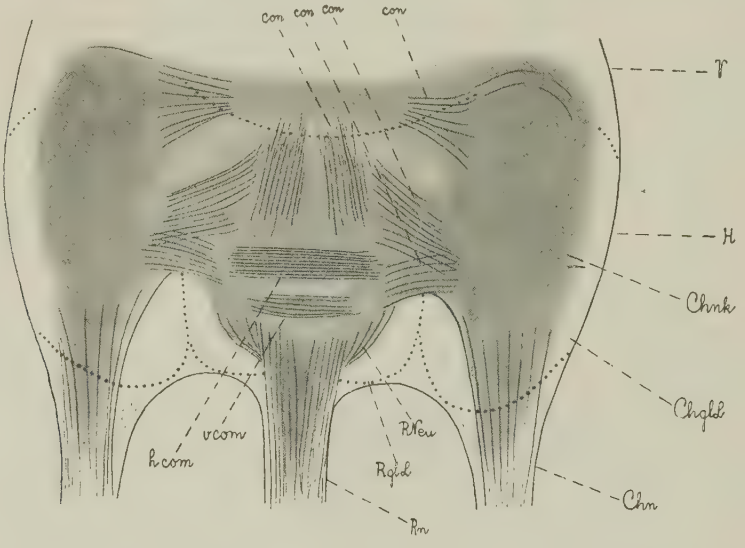
masse enthält, das aber von den frühesten von mir beobachteten Larvenstadien her unsegmentiert ist, gehen nur die Augennerven aus. Die zweite Gehirnabteilung, das Hinterhirn, besteht aus dem Schlundring, dem Rostralganglion und dem Chelicerganglion.

Vom Gehirn ausgehende Nerven (Textfig. 10):

1. Die *Sehnerven.* Siehe weiteres im Kapitel über die Augen.

2. Der *Rostralnerv* (= Schnabelnerv des oberen Antimers). Die embryologischen Untersuchungen haben uns gezeigt (siehe die Historik), dass die Cheliceren postoralen Ursprungs sind und dass ihre Nerven-

zentren sich im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung nach vorn auf den vorderen Teil des Gehirns zu verschieben. Das Resultat dieser Verschiebung ist bei den verschiedenen Pantopodenarten etwas verschieden, und bei dieser Art sind die Chelicerennervenzentren nahezu auf dasselbe Niveau zu liegen gekommen wie die Zentren des Rostralnerven. Dieses Verhältnis ist indessen sekundär; primär liegen die Zentren des Rostralnerven zwischen dem Vorderhirn und den Nervenzentren des Cheliceren. Dies habe ich nur ganz kurz erwähnen wollen, um zu zeigen, mit welchem Rechte ich der Meinung bin, dass der Rostralnerv als der nächst

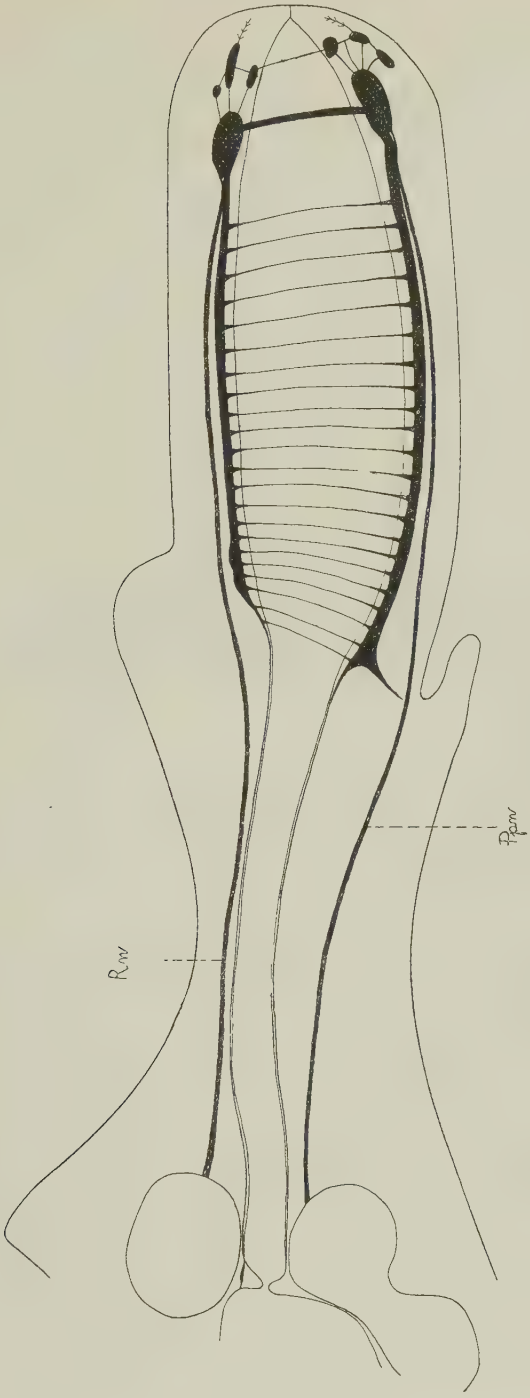


Textfig. 11.

N. grossipes-mixtum. Horizontalschnitt durch die beiden Ganglien des Hinterhirns, schematisch die Kommissuren und Konnektive des Rostralganglions und einige Konnektive des Chelicerenganglions zeigend. *ChglL* — Chelicerenganglionlobus; *RglL* — Rostralganglionlobus; *Chnk* — Neuropilemkern im Chelicerenganglion; *RNeu* — Neuropilemmasse des Rostralganglions; *com* (*v* und *h*) — vordere und hintere Kommissur des Rostralganglions; *con* — Konnektiv; *V* — Vorderhirn; *H* — Hinterhirn; *Chn* — Chelicerennerv; *Rn* — Rostralnerv.

dem Sehnerven vorderste der vom Gehirn ausgehenden Nerven aufzufassen ist, obwohl häufig die Nerven der Cheliceren sekundär mehr dorsal und also näher den Sehnerven ausgehen können, als es der Rostralnerv tut.

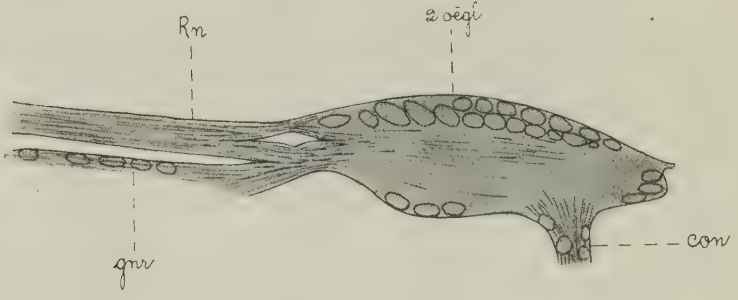
Nach vorn und dorsal sind die Neuropilemkerne des Rostralnerven schärfer abgegrenzt (*Rnk*, Taf. XI, Fig. 12 und 13), aber nach hinten gehen sie, durch starke Konnektive nach den Assoziationszentren des Vorderhins, ohne markierte Grenze in das Neuropilem des Vorderhirns über. An den Aussenseiten, etwas ventral, stehen die Neuropilemkerne des Rostralnerven durch starke Konnektive mit dem Chelicerenganglion



Textfig. 12.

N. brevirostre. Die Figur zeigt das Verhältnis zwischen dem zentralen Nervensystem und den gangliösen Nervenstämmen des Schnabels, sowie den wahren Verlauf des Rostralnerven — *Rn* — und des einen der Pedipalpnerven — *Ppn* — Vergleiche im übrigen die Textfig. 4, wo ausschliesslich die gangliösen Nervenstämme angegeben sind.

in Verbindung. Zwischen den beiden Neuropilemkernen des Rostralnerven befindet sich eine vordere, etwas schwächere und eine hintere, stärkere Kommissur, die vordere unbedeutend ventraler als die hintere. Diese Kommissuren sind beide praeoesophageal (siehe Textfig. 11 und Taf. XI, Fig. 15). Da ich im Anschluss an den unpaarigen Rostralnerven von den Zentren dieses Nerven sprach, könnte man danach mutmassen, dass der Rostralnerv erst sekundär unpaarig geworden sei. Dies ist auch der Fall, was sehr deutlich aus den Schnittphotographien (Taf. XI, Fig. 12, 13, 14, 15) hervorgeht, welche zeigen, dass der Nerv von einem Paar dicht an einander liegenden, aber deutlich getrennten Neuropilemkernen, etwas ventral inmitten des Gehirns, ausgeht. Von diesen Neuropilemkernen geht (siehe Taf. IX, Fig. 1; Taf. X, Fig. 8; Taf. XI, Fig. 11 und die Textfig. 10, 12, 15) der Rostralnerv, vollkommen unabhängig und anfänglich recht weit getrennt vom gangliösen Nervenstamm



Textfig. 13.
N. brevirostre. Zeigt die Teilung des Rostralnerven beim Eintritt in das zweite Oesophagealganglion. *Rn* — Rostralnerv; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Antimers; *2 oegl* — zweites Oesophagealganglion; *con* — das vom zweiten Oesophagealganglion im oberen Antimer nach dem zweiten Oesophagealganglion des unteren Antimers der entsprechenden Seite ausgehende Konnektiv.

des Schnabelantimers aus. Der Rostralnerv biegt indessen zuerst etwas nach unten, so dass er sich diesem Nervenstamm (Textfig. 12) nähert, verläuft aber dann über demselben und diesem entlang nach vorn, was auch dem Rostralnerven den Namen äusserer Schnabelnerv des oberen Schnabelantimers (Dohrn) verliehen hat. Der Rostralnerv läuft also dorsal vom Oesophagus und mitten zwischen den vorwärtsgerichteten Darmdivertikeln (siehe Dohrns Arbeit und meine Textfig. 14 und 15), dringt in den Schnabel ein, wo er nach vorn, dem Septum folgend und in der Nähe der Schnabelspitze dicht an der Aussenseite des gangliösen Nervenstammes verläuft. Darauf tritt er, indem er sich in einen oberen und einen unteren Ast teilt (Textfig. 13; Taf. IX, Fig. 1), in das zweite Oesophagealganglion ein.

Ich habe den weiteren Verlauf der Fasern des Rostralnerven nicht absolut sicher festellen können, doch verläuft ein Teil derselben weiter

gerade durch das zweite Oesophagealganglion und innerviert davor liegende Körperteile. Ich hoffe später Gelegenheit zu finden dieses Verhältnis näher zu untersuchen.

Die einzige Verbindung, die es mir gelungen ist zwischen dem zentralen Nervensystem und dem gangliösen Nervenstamm des oberen Schnabelantimers zu entdecken (Textfig. 12), ist gerade dieser Eintritt des Rostralnerven in das zweite Oesophagealganglion.

Ich habe noch nicht sicher entscheiden können, ob auch dünne Nervenfaserbündel vom vorderen Teil des Hinterhirns nach den gangliösen Nervenstämmen ausgehen.

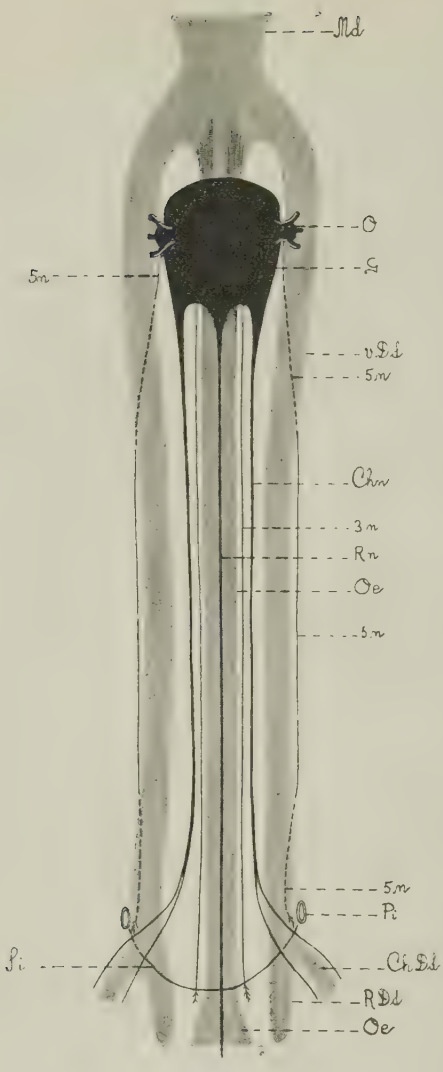
Nach hinten, auf demselben Niveau, wie die Zentren des Rostralnerven, gehen vom Gehirn dünne Nervenfaserbündel nach dem Darm aus (Textfig. 10).

3. Die *Nerven Nr. 3.* Ein kleines Nervenpaar, das ich nur bei N. grossipes-mixtum beobachtet habe, wo ich auch die dünnen Nerven verfolgen konnte. Diese gehen vorne (Taf. XI, Fig. 16) von ein paar sehr kleinen Zentren aus, die wie eine Differenzierung in den Neuropilemkernen des Rostralnerven schwach hervortreten und sich darauf nach vorn, je einer auf jeder Seite des Rostralnerven bis zur Schnabelinsertion dicht unter den Cheliceren (Textfig. 14 und 15) fortsetzen. In der Nähe der Schnabelinsertion divergieren die Nerven etwas und verzweigen sich in muskelinnervierende Äste zu beiden Seiten des dorsalen Teiles der Schnabelinsertion.

4. Die *Chelicerennerven,* die von den Zentren ausgehen, welche die Aussenseite des Hinterhirns bilden und deren Lage im Verhältnis zu den Zentren des Rostralnerven aus Taf. XI, Fig. 12—15 ersichtlich ist.

In gleicher Weise, wie die Neuropilemkerne des Rostralnerven, steht auch die Neuropilemmasse des Chelicerenganglions mittels Konnektiven und ohne markierte Grenze mit dem Neuropilem des Vorderhirns in Verbindung. Die Kommissuren des Chelicerenganglions sind suboesophageal, eine praeoesophageale Kommissur habe ich nicht feststellen können. Aus den ebenerwähnten Figuren geht auch hervor, dass die Chelicerennerven vollständig unabhängig vom Rostralnerven ausgehen. Je einer auf jeder Seite des Rostralnerven, parallel und ohne Verbindung mit diesem verlaufen sie nach den Cheliceren und treten in diese ein. (Textfig. 14 und 15).

5. Die *Nerven Nr. 5.* Ein paar ganz dünne Nerven, die (Taf. XI, Fig. 16; Taf. XII, Fig. 18, 19) von ein paar ebenfalls kleinen, aber etwas deutlicher hervortretenden "Zentren" als die Zentren der sehr schwachen Nerven Nr. 3 auszugehen scheinen. Diese "Zentren" sind an der Aussenseite des obersten Teiles des Schlundringes gelegen und sind nur Verdickungen an den Nerven — bedingt von reicherer Entwicklung der Stützgewebe an den Stellen, wo die Nerven vom zentralen Nervensystem ausgehen. — Die Nerven haben ihre Wurzeln im vordersten Ganglion des



Textfig. 14.

N. grossipes-mixtum. Das Gehirn und die davon ausgehenden Nerven gerade von oben gesehen. Der Verlauf der Nerven im Verhältnis zu einander, zum Oesophagus und zu den vorderen Darmdivertikeln. *G* — Gehirn; *O* — Sehnerv; *Rn* — Rostralnerv; *3 n* — Nerv Nr. 3; *Chn* — Chelicerennerv; *5 n* — Nerv Nr. 5; *Oe* — Oesophagus; *Md* — Mitteldarm; *vDd* — vorderes Darmdivertikel; *ChDd* — Darmdivertikel der Cheliceren; *RDd* — Darmdivertikel des oberen Schnabelantimers; *Si* — Insertion des Schnabels; *Pi* — Palpinsertion.

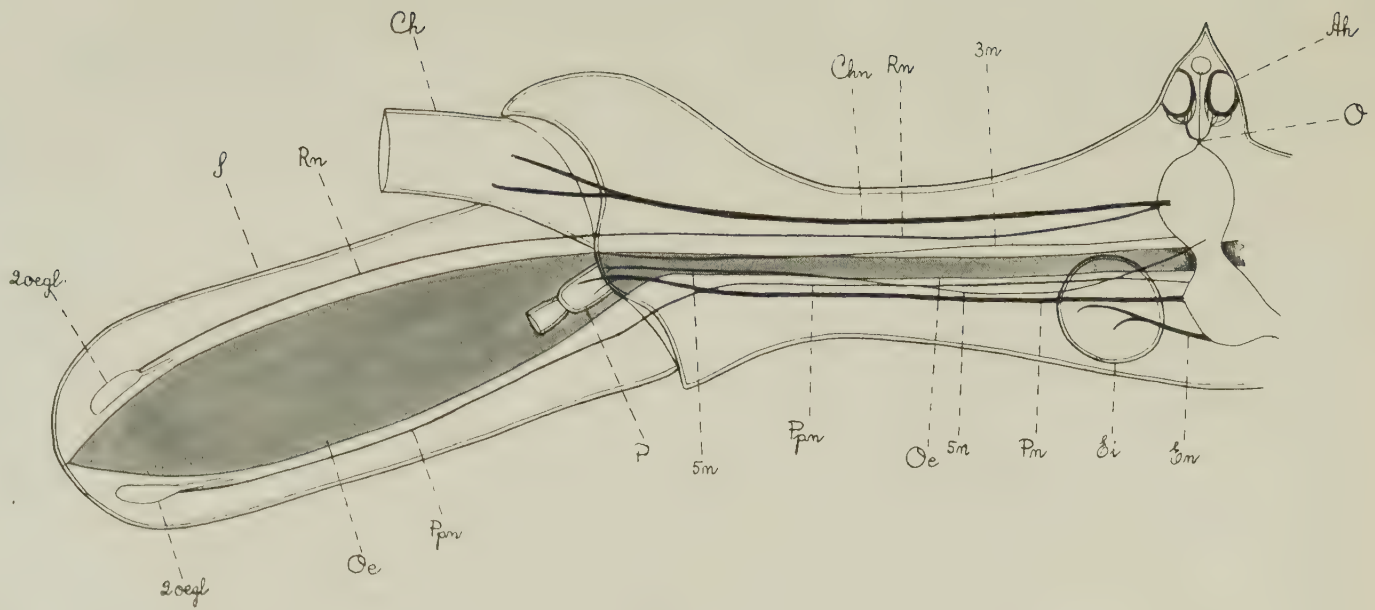
unteren Schlundganglions. Von der Aussenseite des obersten Teiles des Schlundringes verlaufen die Nerven nach vorn längs der Innenseite der vorwärts gerichteten Darmdivertikel, biegen aber dicht vor dem Schlundring ziemlich scharf nach unten und verlaufen zuerst unter den Darmdivertikeln, darauf etwas nach oben und weiter an der ventralen Aussenseite der Darmdivertikel entlang bis an die untere Schnabelinsertion, gerade oberhalb der Insertionsstellen der Palpen. Hier teilen sich die Nerven und innervieren die Muskeln bei der Schnabelinsertion.

II. Das untere Schlundganglion und die von demselben ausgehenden Nerven.

6. Die *Pedipalpnerven* (näheres, warum ich ihnen diesen Namen gebe, weiter unten) = die äusseren Schnabelnerven der unteren Schnabelantimeren Dohrn.

Die Pedipalpnerven gehen von einem Paar im vordersten Teil des Schlundganglions gelegenen Nervenzentren aus (Taf. XII, Fig. 21—24), verlaufen darauf direkt nach den respektiven Schnabelantimeren und treten in diese ein, worauf jeder Pedipalpnerv nach vorn zieht, unabhängig von dem gangliösen Nervenstamm, aber ziemlich dicht an seiner Aussenseite entlang, um schliesslich in das zweite Oesophagealganglion einzutreten (Taf. IX, Fig. 1 und Textfig. 12, 15).

Im unteren Schnabelantimer ist das Verhältnis prinzipiell dasselbe,



Textfig. 15.

N. grossipes-mixtum. Linke Seite des Gehirns und unteres Schlundganglion sowie Verlauf der davon ausgehenden Nerven in ihrem gegenseitigen Verhältnis. *Ah* — Augenhügel mit Augen; *Ei* — Insertion des Eierträgers; *P* — Palpe; *Ch* — Chelicere; *S* — Schnabel; *En* — Eierträgernerv; *2 oegl* — zweites Oesophagealganglion; Bezeichnungen im übrigen siehe Textfig. 14.

wie im oberen Antimer, indem der Pedipalpnerv sich beim Eintritt in das zweite Oesophagealganglion in einen oberen und einen unteren Ast teilt und ein Teil seiner Nervenfasern sich durch dieses Ganglion fortsetzen und darauf nach dem vorderen und hinteren Pedipalpganglion verlaufen.

Dies ist die einzige Verbindung, die ich bisher zwischen dem gangliösen Nervenstamm eines unteren Antimers und dem zentralen Nervensystem habe beobachten können.

Die Zentren der Pedipalpnerven stehen durch eine vordere schwächere und eine hintere mehr markierte Kommissur mit einander in Verbindung.

7. Die *Palpennerven* gehen vom mittleren Paar der drei Paar Nervenzentren des unteren Schlundganglions aus (Taf. XII, Fig. 20–24).

8. Die *Nerven der Eierträger* gehen vom hintersten der drei Paar Nervenzentren des unteren Schlundganglions aus (Taf. XII, Fig. 20 24).

Die Nerven Nr. 7 und 8 sind so wohlbekannt, dass sie hier nicht des weiteren beschrieben zu werden brauchen.

Das nun beschriebene Nervensystem ist bei den beiden als Typen ausgewählten Nymphonarten gleich, mit Ausnahme der Nerven Nr. 3, die ich bisher nur bei Nymphon grossipes-mixtum angetroffen habe.

Allgemeines über das Nervensystem.

In bezug auf die Innervation der Cheliceren und auf das strittige Verhältnis der Chelicerennerven zum Rostralnerven stimmen alle die von mir untersuchten Pantopodenarten näher mit Hoeks, als mit Dohrns Beschreibungen überein.

1. habe ich nicht sehen können, dass ein Ast vom Augennerv in die Chelicere auf derselben Seite eindringe und ich muss annehmen, dass Dohrns Beobachtung einen nach dem vorderen Teil der Hypodermis des "Halses" gehenden Nervenast betrifft.

2. habe ich, wie auch Hoek, beobachtet, dass die Chelicerennerven besonders gut getrennt vom Rostralnerven ausgehen, was ja auch sehr deutlich auf meinen Schnittphotographien zu sehen ist. Aber ich will darum nicht behaupten, dass Dohrn in diesem Fall einen Irrtum begangen habe, wenn er angibt, dass die Chelicerennerven und der Rostralnerv zusammen wie ein mächtiger Stamm ausgehen, welcher bald nach seinem Abgang aus dem Gehirn die Nerven für die Cheliceren abgebe. Denn es wäre ja denkbar, dass die proximalen Teile des Rostralnerven und der Chelicerennerven sich bei gewissen Pantopodenarten einander nähern oder sogar zusammenschmelzen. Eine mit moderneren technischen Hilfsmitteln vorgenommene Prüfung des Baues des Nervensystems bei den von Dohrn untersuchten Pantopodenarten könnte also von grossem Interesse sein. Denn sollte es sich herausstellen, dass

Dohrns Beobachtung vollkommen exakt ist, so wäre es ja denkbar, dass manche Variationen im Pantopodennervensystem die Lösung oder einen Beitrag zur Lösung der bisher tatsächlich nahezu unaufgeklärten Frage von der gegenseitigen Gruppierung der Pantopoden gewähren könnte.

Andere Variationen im Nervensystem bestehen z. B. darin, dass das Vorhandensein der Nerven Nr. 3 nur bei Arten der Gattung Nymphon konstatiert worden ist und dass demnach diese Nerven vermutlich nicht bei allen Pantopoden entwickelt sind; ferner die bei verschiedenen Arten verschieden weit vorgeschrittene Cephalisation der Nervenzentren der Cheliceren; der variierende Abgang der Nerven Nr. 5 aus dem zentralen Nervensystem etc. Einige äussere stark hervortretende habituelle Charaktere verursachen auch verschiedene Variationen im Nervensystem; bei Anoplodactylus petiolatus Kr. z. B. ist der Sehnerv sehr lang und die Chelicerennerven gehen schräg nach oben aus und offenbar oberhalb des Rostralnerven. Bei dieser Gattung beruht dieses Verhältnis auf der halsartigen Verlängerung des Körpers zwischen der Basis des Schnabels und dem Augenhügel und der Lage des Gehirns über der Mitte der Schnabelbasis (siehe Taf. X, Fig. 8).

3. habe ich an den von mir untersuchten Pantopoden nicht beobachten können, dass die Cheliceren einen Ast von "den Nerven der unteren Schnabelantimeren" empfangen und ich kann nicht umhin an der Zuverlässigkeit der Beobachtung Dohrns Zweifel zu hegen.

Dohrns Auffassung von der Innervation des Schnabels dass jedes Schnabelantimer vom zentralen Nervensystem einen Nerven empfing, der sich beim Eintritt in das Schnabelantimer in einen äusseren und einen mit gangliösen Anschwellungen versehenen inneren Ast teilte — ist, wie ich vermute, so entstanden, dass Dohrn ungefähr ähnliche Verhältnisse gesehen hat wie in den unteren Schnabelantimeren bei diesen von mir untersuchten Nymphonarten. Denn, da der Pedipalpnerv bei diesen in das untere Antimer eindringt, verläuft er dicht an der einen Spitze des triangulären Schnabelinsertionsganglions des gangliösen Nervenstammes, was ein ähnliches Bild geben könnte, wie wenn der Pedipalpnerv sich wirklich verzweigte, was indessen nicht der Fall ist.

Hoek behauptete, dass der Rostralnerv und die Pedipalpnerven sich mit dem gangliösen Nervenstamm in der dem zweiten Oesophagealganglion zunächst gelegenen gangliösen Anschwellung der Abteilung B und nicht, wie Dohrn es beschrieben hat, im zweiten Oesophagealganglion vereinigen. Ich habe nur beobachtet, dass diese Nerven in das zweite Oesophagealganglion eintreten, obwohl sie vorher in mehr oder weniger intimem Kontakt mit der Abteilung B stehen können, ein Verhältnis, das Hoek an seinen Dissektionspräparaten vermutlich nicht entscheiden konnte. Doch will ich die Richtigkeit von Hoeks Beschreibung nicht bestreiten, weil auch dieses anatomische Detail Variationen unterworfen sein kann.

Alle meine Vorgänger sind der Meinung gewesen, dass die drei Antimeren des Schnabels, was den Bau des Nervensystems anbelangt, unter einander vollkommen übereinstimmend seien, aber es hat sich herausgestellt, dass dies nicht der Fall ist, indem das Nervensystem des oberen Antimers von demjenigen eines unteren Antimers wesentlich verschieden ist. Die Oberlippenganglien sind paarig und im Verlauf des gangliösen Nervenstammes des oberen Antimers finden sich einige kleine Ganglienpaare entwickelt. Ausserdem geht der Rostralnerv von einem paarigen Zentrum im Gehirn aus. Dies beweist ja klar, dass das obere Schnabelantimer paarig angelegt wird, und vermutlich, wenigstens die vordersten Teile, von einem ursprünglich paarigen Gebilde herstammen dürften. Ob dieses Gebilde bei seinem ersten Auftreten praeoral oder postoral gewesen sei, darüber kann wohl die ontogenetische Entwicklung der Pantopoden keinen sicheren Aufschluss gewähren, weil der Schnabel laut übereinstimmenden Angaben von den Embryologen bereits in einem sehr frühen Stadium in seiner im Prinzip nahezu definitiven Form auftritt.

Wie schon erwähnt, habe ich nur ganz wenige Untersuchungen an Larvenformen machen können. An diesen habe ich die Neuropilemmassen des Vorderhirns als ein paar grosse vordere und ein paar etwas kleinere hintere Neuropilemkerne, mit deutlicher Absperrung der beiden Paare gegen einander beobachten können; die Zentren des Rostralnerven wie ein Paar mediane, vor dem Vorderhirn gelegene, deutliche Neuropilemkerne und die Zentren der Chelicerennerven seitlich gestellt, im proximalen Teil des Schlundringes (Textfig. 9).

An diesen Larven war der Abstand relativ bedeutend grösser zwischen den Zentren der Chelicerennerven und dem Vorderhirn sowie zwischen den Zentren der Chelicerennerven und denjenigen des Rostralnerven, als dies bei Imagines der Fall ist (Vergl. Textfig. 9; Taf. XI, Fig. 12, 15). Dies deutet vielleicht auf eine ursprünglich freiere Lage dieser drei Gehirnpartien von einander. Wenigstens scheint die bei Imagines gewisser Arten vorhandene intime Verbindung zwischen den Zentren des Rostralnerven und denjenigen der Chelicerennerven sekundär zu sein, was mir aus der bei verschiedenen Pantopodenarten verschieden weit vorgeschrittenen Cephalisation der Zentren der Chelicerennerven hervorzugehen scheint, während gleichzeitig die Zentren des Rostralnerven unverändert praeoesophageal gelegen sind.

Aber da die Zentren des Rostralnerven bei der Larve deutlicher als bei Imagines auch vom Vorderhirn abgegrenzt sind, so könnte dies wahrscheinlich machen, dass die Zentren des Rostralnerven ein erstes Bauchganglion, Rostralganglion, bilden könnten, das im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung der Pantopoden sehr früh cephalisiert worden wäre. Und tatsächlich muss dies auch als zutreffend angesehen werden, denn ausser der Tatsache, dass das Rostralganglion embryonal eine freiere Lage zwischen dem Vorderhirn und dem Chelicerenganglion hat, hat auch

das Rostralganglion, wie zuvor erwähnt, zwei Kommissuren; eine vordere schwächere und eine hintere etwas stärkere. Also ein Kommissurenverhältnis, das mit demjenigen der sämtlichen übrigen Bauchganglien übereinstimmt, denn diese haben alle eine schwächere vordere, ventrale und eine stärkere hintere, dorsale, Kommissur. Diese Kommissuren des Rostralganglions sind indessen praeoesophageal, im Gegensatz zu den Kommissuren der folgenden Ganglien.

Zum vorderen Segment, das von einem Bauchganglion innerviert wird, gehört primär auch ein Paar Extremitäten, und es fragt sich nun, ob etwas darauf hindeuten kann, dass ein solches Extremitätenpaar jemals existiert habe, oder eventuell immer noch existiere. Auf diese Frage, wie auch auf die Ursache des praeoesophagealen Verlaufes der Rostralganglienkommissuren komme ich im folgenden Kapitel zurück.

Die Nerven Nr. 3 gehen von denselben Neuropilemmassen wie der Rostralnerv aus und innervieren einige Muskeln an der oberen Schnabelinsertion.

Die Nerven Nr. 5 innervieren Muskeln, die sich aller Wahrscheinlichkeit nach gleichzeitig mit der Schnabelentwicklung herausdifferenziert haben, und die dazu dienen den Schnabel abwärts und nach den Seiten zu biegen.

Hoek hat konstatiert, dass 4 Nervenpaare bei Colossendeis megalonyx Hoek vom unteren Schlundganglion ausgehen. Das kleinste dieser Nervenpaare geht in nächster Nähe vom Schlundring aus, und zwar eigentlich vom unteren Teil des Schlundringes, obgleich mit seiner Wurzel im vordersten Teil des unteren Schlundganglions, von wo es vorwärts nach den unteren Schnabelantimeren verläuft und in diese eindringt. Bei Colossendeis proboscidea Sab. habe ich auch dieses von der Aussenseite des unteren Teiles des Schlundringes ausgehende Nervenpaar gefunden und dasselbe nach vorn verfolgt, aber nicht gesehen, wo es endigt.

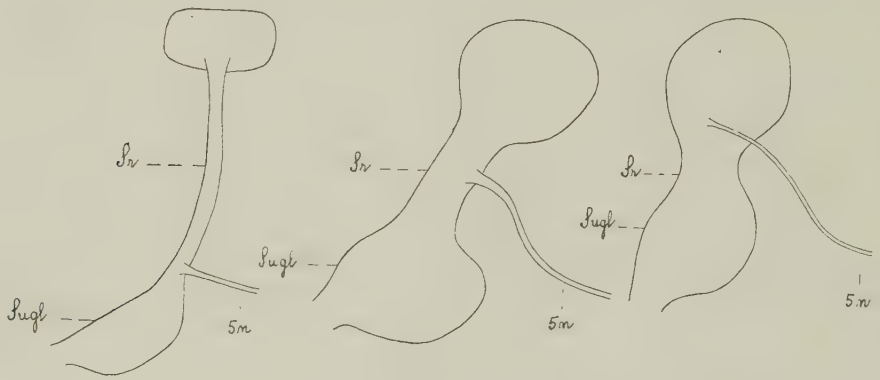
Bei Boreonymphon robustum Bell habe ich ein von der Aussenseite der Mitte des Schlundringes ausgehendes Nervenpaar entdeckt (siehe Taf. XII, Fig. 20) und dieses verfolgt bis die Nerven sich dicht an der Insertionsstelle der Palpen verzweigen und Muskeln bei der Insertion des Schnabels innervieren. Einige Äste dringen auch ein kurzes Stück in die unteren Schnabelantimeren ein. Die Lage des Nervenpaares an der Aussenseite des Schlundringes und der weitere Verlauf der Nerven zeigt, dass dieses Nervenpaar mit den Nerven Nr. 5 des Nymphon grossipes-mixtum homolog ist, was auch aller Wahrscheinlichkeit nach mit dem vom unteren Teil des Schlundringes der obenerwähnten Colossendeisarten ausgehenden Nervenpaar der Fall ist. Aber die Nerven Nr. 5 gingen bei N. grossipes-mixtum vom vorderen Teil des Hinterhirns aus! Zieht man nun in Betracht, dass bei den Pantopoden während ihrer Entwicklung eine Verschiebung des vordersten Teiles der Bauchganglionkette nach oben gegen das Gehirn erfolgt, und bedenkt man

ferner, dass Colossendeis proboscidea einen sehr weiten, Boreonymphon robustum einen recht engen und N. grossipes-mixtum den engsten Schlundring von diesen Pantopodenarten hat (siehe die Textfig. 16, 17, 18), so ist dieses Verhältnis erklärlich.

Einen Beweis dafür dass eine solche Verschiebung dieser Nerven tatsächlich stattgefunden hat, sehe ich darin, dass bei den Larven von Boreonymphon robustum dieser Nerv Nr. 5 relativ viel weiter unten am Schlundring ausgeht als bei Imagines.

Die Nerven Nr. 3 und Nr. 5 können wohl am richtigsten als accessorisch bezeichnet werden.

Wie aus meiner Historik ersichtlich ist, sind in bezug auf die ursprüngliche Anzahl Ganglien im unteren Schlundganglion scharf geteilte Meinungen hervorgetreten. Bei den Versuchen den Pantopodenschnabel



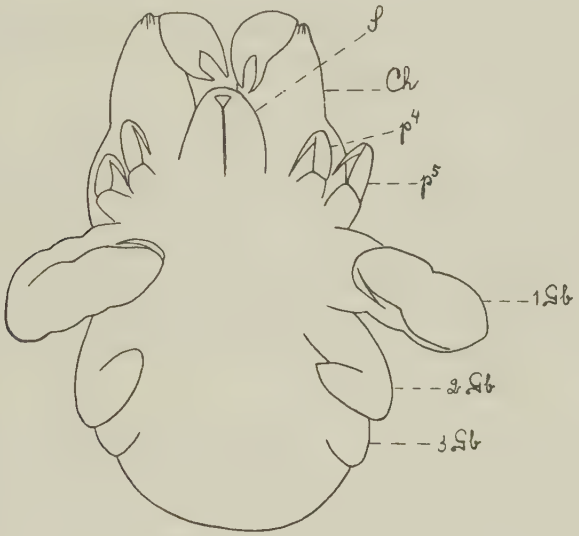
Textfig. 16. Textfig. 17. Textfig. 18.

Diese drei Figuren zeigen drei von mir beobachtete, verschiedene Ausgangsstellen der Nerven Nr. 5 — *5 n* — vom zentralen Nervensystem. Fig. 16. — Colossendeis proboscidea Sab.; Fig. 17. — Boreonymphon robustum Bell; Fig. 18. — Nymphon grossipes-mixtum Kr ; *Sr* — Schlundring; *Sugl* — unteres Schlundganglion.

nach Latreilles Muster zu deuten, vertrat Adlerz die Ansicht, dass das untere Schlundganglion aus drei zusammengeschmolzenen Ganglien bestehe. Dies wurde indessen von Meinert bestritten. Obgleich auf einem ganz anderen Wege und mit ganz anderen Gesichtspunkten als Adlerz, bin ich doch zu einer ungefähr ähnlichen Auffassung von dem unteren Schlundganglion gekommen wie er.

Wie aus Taf. XII, Fig. 21–24 hervorgeht, gehen die Pedipalpnerven von deutlich markierten Neuropilemkernen im vordersten Teil des unteren Schlundganglions aus. Es sind diese Neuropilemkerne, von welchen die Nerven Nr. 5 ursprünglich ausgehen. Wenn Meinert sagt, er habe beobachtet, dass die Differenzierung der Neuropilemkerne der Ganglien erst während eines späteren Stadiums der Entwicklung erfolge, und aus diesem Grunde die Tatsache, dass drei deutliche Neuropilemkerne

im unteren Schlundganglion vorhanden sind als eine sekundäre Differenzierung ansehen will, so irrt er sich in diesem Falle. Bei Boreonymphonlarven, sogar in einem so vorgeschrittenen Stadium, wie dem, welches am nächsten mit dem Stadium IV (Dogiel) in der Entwicklung des Chaetonymphon spinosum (Textfig. 19) übereinstimmt, ist nämlich das vorderste Paar Neuropilemkerne des unteren Schlundganglions (von welchem die Nerven Nr. 5 und die Pedipalpnerven ausgehen) schärfer von dem Paar Neuropilemkernen getrennt, von welchem die Palpnerven ausgehen, als dies bei Imagines der Fall ist. Aber in diesem Larvenstadium gehen die Nerven Nr. 5 in relativ grösserer Nähe von den Pedipalpnerven aus, als bei den völlig entwickelten Tieren. An diesen



Textfig. 19.

Chaetonymphon spinosum Goodsir, Stadium IV (Dogiel) von der Unterseite gesehen. *S* — Schnabel; *Ch* — Cheliceren; p^4 und p^5 — die rudimentären Gangbeine; *1-, 2-, 3 Gb* — erstes, zweites, drittes Gangbein. Figur nach Dogiel.

Larven ist also das gemeinsame Zentrum für die Nerven Nr. 5 und die Pedipalpnerven einheitlicher und freier, als bei den erwachsenen Tieren. Dass es sich hier um ein besonderes Ganglion handelt, geht, wie mir scheint, ganz klar daraus hervor, dass die Neuropilemmassen der beiden Seiten, ebenso wie die Neuropilemmassen der übrigen Bauchganglien durch zwei Kommissuren verbunden sind. Aber dieses Ganglion ist weniger deutlich abgesetzt und mehr deformiert worden auf Grund der frühen Schnabelentwicklung und der Verschiebung der Nerven Nr. 5 nach oben im Schlundring. Vor diesem Ganglion liegt dasjenige, welches die Cheliceren innerviert und hinter demselben liegt das Ganglion, das die Palpen innerviert. Also: sowohl vor als auch hinter diesem Ganglion

liegt je ein zu jedem der mit einem Extremitätenpaar versehenen Segmente gehörendes Ganglion. Dies hat MEINERT die natürliche Veranlassung gegeben zu folgern, dass auch dieses zwischenliegende Ganglion ein Segment mit dazugehörigem Extremitätenpaar innervieren müsse, um es überhaupt als ein den beiden übrigen ebenbürtiges Ganglion ansehen zu können. Aber dieses Extremitätenpaar, sagt MEINERT, könnten dann nur die beiden untersten Schnabelantimeren sein, und von diesen behauptet MEINERT, ebenso wie auch die Mehrzahl Pantopodenkenner, dass sie unmöglich als ein Extremitätenpaar gedeutet werden können.

Nunwohl, warum sollten aber notwendig gerade die unteren Schnabelantimeren dieses Extremitätenpaar bilden?

Wenn ein unterer Teil von einem Segment sich nach vorn verlängert und an der Spitze dieser Verlängerung ein Paar deutliche Extremitäten trägt, würde es niemandem einfallen zu bezweifeln, dass wir ein aus einem Körpersegmentteil bestehendes Gebilde — hier Schnabelgebilde — mit einem Paar Extremitäten an der Spitze vor uns haben. — Betrachten wir z. B. die Curculioniden unter den Coleopteren, so geben ja diese ein vorzügliches Beispiel dafür, wie ein Schnabel aus nach vorn verlängerten praeoralen und postoralen Segmenten gebildet wird, die an der Spitze des Schnabels die Mundextremitäten tragen. — Würden dann während der phylogenetischen Entwicklung die peripheren Teile von diesen Schnabelextremitäten wegfallen und nur ein bewegliches Basalstück übrig bleiben, so bliebe ja der Schnabelbau doch im Prinzip derselbe.

Um auf die Pantopoden zurückzukommen, so wissen wir, dass Segmentverlängerungen bei ihnen sehr gewöhnlich sind; wir brauchen nur an den bei vielen Arten langen "Hals" zu denken. Ferner scheint es weder im Bau des Nervensystems noch in der ontogenetischen Entwicklung etwas zu geben, das darauf deutete, dass die unteren Schnabelantimeren als eine Zusammenschmelzung eines Extremitätenpaares entstanden wären, sondern eher, dass dies nicht der Fall gewesen ist. Vor allem zeigt der Nerv (der Pedipalpnerv), der direkt nach dem zweiten Oesophagealganglion geht, ohne auf dem Wege Nervenäste an die reiche Muskulatur des unteren Antimers abzugeben, der aber dagegen mit aller Sicherheit die Muskeln der "Lippe" (DOHRN) innerviert, und der Umstand, dass die Beugemuskeln des Schnabels einen vom Pedipalpnerven unabhängig verlaufenden Nerven empfangen, dass man nicht annehmen kann, dass das untere Schnabelantimer und diese "Lippe" als Teile einer einzigen einheitlichen Extremität anzusehen sind. Es erübrigt dann, und das ist wohl auch das natürlichste, anzunehmen, dass gerade die "Lippe" der übriggebliebene Basalteil einer zu einem Mundextremitätenpaar gehörenden Extremität ist. Diese Mundextremitäten scheinen indessen bei der ontogenetischen Entwicklung der Pantopoden keine Metamorphose durchzumachen, aber der Schnabel der Pantopoden ist ja schon sehr früh von

so grosser Bedeutung für die Nahrungsaufnahme, dass er, wie zuvor erwähnt, auch in den frühesten Larvenstadien in seiner prinzipiell definitiven Form auftritt. Aller Wahrscheinlichkeit nach rührt dies von einer abgekürzten ontogenetischen Entwicklung des Organs her.

Auf Grund des Vorstehenden halte ich es für unstreitbar 1) dass die unteren Schnabelantimeren eine Differenzierung eines zwischen den Körpersegmenten der Cheliceren und der Palpen befindlichen Körpersegments sind; 2) dass die an der Spitze der unteren Schnabelantimeren befindlichen "Lippen" (Dohrn) die Basalteile des Extremitätenpaares dieses Segments sind und 3) dass dieses Segment von einem besonderen Bauchganglion, dem Ganglion der unteren Schnabelantimeren, das zwischen dem untersten Teil des Schlundringes und der vordersten Partie des unteren Schlundganglions gelegen ist und einen Teil desselben bildet, innerviert wird.

Die Teile, aus denen der vordere Teil des zentralen Nervensystems der Pantopoden bei den mir bekannten Arten besteht, sind also folgende:

I. Das Vorderhirn, das in den frühesten von mir beobachteten Stadien unsegmentiert ist, und bei den bisher untersuchten Pantopoden auch unsegmentiert bleibt. Vom Vorderhirn gehen nur die Sehnerven aus.

II. Das Hinterhirn, das aus drei Teilen, dem Schlundring und 2 cephalisierten Ganglien, besteht.

1. Der *Schlundring,* besteht *a*) aus Konnektiven zwischen prae- und suboesophagealen Abteilungen des zentralen Nervensystems; *b*) aus den Kommissuren des Chelicerenganglions; und *c*) bei einigen Arten bildet dazu das Chelicerenganglion den oberen Teil des Schlundringes. Vom Schlundring gehen die accessorischen Nerven Nr. 5 aus, welche die an der unteren Insertion des Schnabels befindlichen Beugemuskeln innervieren. Die Nerven Nr. 5 treten bei verschiedenen Arten in verschiedener Höhe aus dem Schlundring heraus, aber sie haben gleichwohl ihre Wurzeln im Ganglion der unteren Schnabelantimeren.

2. Das zum *Rostralsegment* gehörende praeoesophageale *Rostralganglion,* welches abgibt: *a*) den mit paariger Wurzel versehenen Rostralnerven, der die Oberlippe innerviert und mit dem gangliösen Nervenstamm des oberen Schnabelantimers (= des Rostrums) in Verbindung steht: *b*) die accessorischen Nerven Nr. 3 — bisher nur von einigen Nymphonarten bekannt — die nach Muskeln an der Insertion des oberen Schnabelantimers gehen.

Fraglich ist, ob die vom Gehirn rückwärts nach dem Darm gehenden Nervenfaserbündel ihre Wurzeln im Rostralganglion haben.

3. Das zum *Chelicerensegment* gehörende, mit vermutlich nur suboesophagealen Kommissuren versehene *Chelicerenganglion,* das die Chelicerennerven abgibt. Die Lage des Chelicerenganglions ist insofern wechselnd als das Ganglion scheinbar den vordersten Teil des Hinterhirns bildet oder auf verschiedenen Niveaus der vorderen Teile des Schlundringes gelegen sein kann.

III. Das "untere Schlundganglion".

1. Das *Ganglion der unteren Schnabelantimeren,* das zum Segment der unteren Antimeren mit den Pedipalpen gehört, und das ich, um eine kürzere Bezeichnung zu erhalten, das *Pedipalpsegment* nenne. Von diesem Ganglion gehen aus: *a*) die Pedipalpnerven, welche die Pedipalpen innervieren und mit den gangliösen Nervenstämmen der unteren Antimeren in Verbindung stehen; *b*) die zuvor erwähnten accessorischen Nerven Nr. 5. Das Ganglion der unteren Schnabelantimeren ist das vorderste Ganglion des unteren Schlundganglions.

Bevor ich dazu übergehe die nächstfolgenden Ganglien, die *Palpen-* und die *Eierträgerganglien,* zu besprechen, erübrigt noch die Erörterung einer Frage, die ich im folgenden Kapitel behandle. Erst im folgenden Kapitel gehe ich zum Vergleich zwischen den Nervensystemen der Pantopoden und demjenigen anderer Arthropoden über, einem Vergleich, mit welchem ich dieses Kapitel abgeschlossen haben würde, wenn nicht vorher noch weitere Auseinandersetzungen nötig wären.

ZWEITES KAPITEL.

Der Schnabel der Pantopoden, die Anzahl der Segmente und Extremitätenpaare. Vergleich des zentralen Nervensystems der Pantopoden mit demjenigen anderer Arthropoden.

Für das Verständnis von dem Bau der Pantopoden und für Homologisierungsversuche zwischen Pantopoden und anderen Arthropoden ist die Aufklärung des Verhältnisses zwischen den larvalen Extremitäten p^4 und p^5 zu Palpen und Eierträgern und in noch höherem Grade die Kenntnis von den Bestandteilen des Schnabels von allergrösster Be-

deutung. Auch sind diese Probleme, speziell diejenigen, welche der Schnabel darbietet, Gegenstand grossen Interesses von Seiten der Pantopodenforscher gewesen. Die Diskussion über die wahre Natur des Schnabels ist lebhaft gewesen, und die Meinungen waren dabei sehr geteilt. In der von Dohrn ausführlich referierten früheren Literatur stehen Ansichten einander gegenüber, die zwischen solchen Extremen wechseln wie, dass der Schnabel als der Kopf der Pantopoden angesehen werden müsse und dass er nur eine persistierende Ausstülpung des Vorderdarmes sei. Bevor ich dazu übergehe meine eigene Auffassung in diesen Fragen klarzulegen, ist es angemessen die diesbezüglichen Auffassungen Hoeks und Dohrns sowie auch späterer Forscher kurz in Erinnerung zu bringen.

Historik.

Ebenso wie im vorhergehenden Kapitel beginne ich diese Historik mit Hoek 1881, 1.

Über die morphologische Bedeutung des Schnabels hat dieser Forscher keine entschiedene eigene Meinung ausgesprochen. Ich zitiere das Folgende, weil es seine Gesichtspunkte von demselben ziemlich erschöpfend darlegt. "It is to be considered as an unpaired outgrowth of the region surrounding the mouth, and has nothing to do with a true head, as was supposed by Savigny. Neither is there anatomically or embryologically any real ground for the opinion, suggested by Huxley, that the proboscis represents the united chelicerae and pedipalpi like that of Acarina."

Dieser Äusserung ist eine Bemerkung hinzugefügt, die u. a. Folgendes enthält: "If anybody should feel inclined to try again to homologise the proboscis with cephalic appendages, he will have to call the dorsal piece the labrum, and the two others the homologues of mandibles. However, in the earliest stages of development I have observed, the proboscis has already the form of a short cylindrical appendage, and I must point out the anatomical fact that the proboscis for the greater part is innervated from the supraoesophageal ganglion."

Zum Schluss heisst es in der Abteilung "Summary of the report": "The cephalic part of the cephalothoracic segment bears anteriorly a proboscis, consisting of three coalesced parts, one prae-oral (labrum?), two post-oral ones (mandibles?)..."

Betreffs der ersten Extremitätenpaare braucht hier nur hervorgehoben zu werden dass Hoek meinte, die Cheliceren müssen den Antennen homolog sein.

Dohrn, 1881, sieht den Schnabel der Pantopoden als ein Organ "sui generis" an, das mit keiner Bildung bei anderen Arthropoden verglichen werden könne. Auf der dritten Seite weist er die Versuche zu-

rück, die gemacht worden sind um den Schnabel durch Zusammenwachsen von Mundextremitäten zu erklären und hebt statt dessen mit Bestimmtheit hervor, dass der Schnabel eine Verlängerung des Rumpfes sei und jeglicher Spur von Extremitäten entbehre. Sogar die Lippen der Mundöffnung sollen nicht als Extremitäten aufzufassen sein. Dohrn scheint diese seine Ansicht hauptsächlich auf Beobachtungen über die Entwicklung zu stützen und sagt S. 72: "In frühen Entwicklungsstadien erkennt man deutlich, dass die ganze Schnabelgerüstbildung, wie das auch nicht anders zu erwarten war, als Einstülpung der Embryonalwand zu Stande kommt, woraus denn an sich schon die Haltlosigkeit der Vermuthung folgt, man habe es bei dem Pantopodenschnabel, ähnlich wie bei manchen andern Arthropoden, mit einer aus verschmolzenen Mundgliedmassen herrührenden Bildung zu thun".

Es ist jedoch einleuchtend, dass Dohrn selbst keineswegs der Meinung war, die Probleme gelöst zu haben, welche der Pantopodenschnabel darbot, und er hat keine Zusammenfassung der diesbezügliche Beobachtungen gemacht. Weiterhin diskutiert er in seiner Monographie, S. 109, diese Frage von neuem und stellt die Hypothese auf, dass der Schnabel aus der Körperwand und aus verlängerten Teilen einer Oberlippe und einer doppelten, respektive bilateralen Unterlippe von derselben Art wie die accessorischen Mundteile der Crustaceen, nicht aber durch eine Zusammenwachsung extremitätenartiger Mundteile gebildet sein sollte.

Dazu veranlasst durch eine abweichende Meinung eines seiner Vorgänger (Professor Semper), betont Dohrn, dass die Palpen und die Eierträger zwei selbständige Extremitätenpaare darstellen, die p^4 und p^5 vollständig entsprechen, welch letzteres aus der Innervation und der Lage der Excretionsblase hervorgehen sollte.

Hoek 1881, 2. Hoek stimmt sowohl in bezug auf die Deutung des Schnabels als auch auf die Verhältnisse der umstrittenen vorderen Extremitäten mit Dohrn überein.

Schimkewitsch 1884 nähert die Pantopoden den Arachnoiden und macht folgenden Vergleich zwischen den Extremitäten der Pantopoden und denjenigen der Arachnoiden.

"... Quant aux Pycnogonides, nous ne pouvons à présent faire à leur égard que des hypothèses plus ou moins probables (Dohrn, A., Fauna und Flora des Golfes von Neapel III. Monographie). Balfour admet que la paire de pattes superflue des Pycnogonides, en les comparant aux Araignées est une paire abdominale. D'après mon avis les appendices des Pycnogonides pouvent être comparés à ceux des Arachnides, des Insectes et des Limulus de la manière suivante: La trompe qui résulte de la soudure de trois appendices (Hoek. Arch. Zool. Expérim. IX, 1881) est tout à fait comparable aux labres supérieur et inférieur des Araignées. Les mandibules des Pycnogonides, composées de trois articles,

peuvent être considérés comme les homologues des chélicères. Ces derniers appendices chez les Araignées se présentent comme triarticulés à un certain stade, comme j'ai pu l'observer chez l'Agelena. L'innervation des mandibules des Pycnogonides par le ganglion sus-oesophagien peut être regardée comme secondaire, ainsi que cela a lieu chez les Araignées. Quatre paires de pattes doivent être comparées a celles des Araignées; il reste encore les palpes et les pattes ovifères des Pycnogonides, et les premiers sont comparables aux palpes des Araignées. Pour comprendre la signification des pattes ovifères, il faut se rappeler que les maxilles des Araignées présentent des appendices bifurqués pendant leur évolution, comme l'a montré Salensky (L'hist. de l'évolution des Araignées, fig. 17, pl. II) et comme je l'ai vu moi-même chez l'Agelène; l'exopodium de cet appendice bifurqué se transforme en palpe, l'endopodium en partie basale des maxilles. Il est possible que cet endopodium se développe chez les Pycnogonides en pattes ovifères articulées, car celles-ci ne sont pas placées sur les parties latérales du corps, comme tous les autres appendices, mais sur la face ventrale (chez les espèces de Colossendeis, les pattes ovifères sont implantées tout près de la naissance des palpes [Hoek]).“ Diese Auffassung von den vorderen Extremitätenpaaren der Pantopoden und der Innervation derselben ist unleugbar recht erstaunlich, da Dohrns Monographie Schimkewitsch nicht unbekannt war.

Bertkau 1884 gibt folgende Erklärung von dem Pantopodenschnabel: “Man braucht sich nur vorzustellen, dass die Unter- und Oberlippe des Spinnenmundes sich noch etwas verlängere, und man hat den Pycnogonidenmund“.

Weissenborn 1886. Ebenso wie von Bertkaus Arbeit habe ich leider auch von dieser nur durch ein kurzes Referat im Zoologischen Jahresbericht Kenntnis erhalten können. Nach dem Referat deutet Weissenborn den Schnabel in Übereinstimmung mit Hoek.

Adlerz 1888. Wie in der Historik des vorhergehenden Kapitels referiert worden ist, hat Adlerz versucht, den Schnabel als durch eine Verschmelzung einer Oberlippe mit einem ersten, postoralen Paar Körperanhänge gebildet zu deuten. Adlerz ist jedoch nicht ganz davon überzeugt, dass diese Deutung richtig sei, denn er fügt hinzu, wenn es sich als unrichtig erweisen sollte, dass der Schnabel in vorerwähnter Weise gebildet ist, sei er der Meinung, dass der Schnabel, als eine persistierende Ausstülpung des Darmes anzusehen sei.

Adlerz erklärt ebenso wie Dohrn, dass die Eierträger ein völlig selbständiges Extremitätenpaar und nicht ein Teil eines solchen seien. Die Palpen und die Eierträger entwickeln sich an Stelle von p^4 und p^5, nachdem diese ganz oder teilweise reduziert worden seien.

Morgan 1890. Bei einem Vergleich zwischen Pantopoden und Arachnoiden schreibt Morgan über den Schnabel: “The large 'upper lip'

of Chelifer suggests an homology with the proboscis of pycnogonids." Eine Motivierung hierfür kommt nicht vor.

Korschelt und Heider 1891. In diesem Lehrbuch werden Dohrns Ansichten vom Schnabel, als diejenigen, die am plausibelsten sein dürften, referiert. Es liegt kein Grund vor anzunehmen, dass die Eierträger ein den Palpen angehöriges Extremitätenpaar sein sollten, sondern sie müssen als zwei getrennte Paare Extremitäten angesehen werden, da bei den Pantopodenlarven p^4 und p^5 völlig gesondert bestehen.

Ihle 1898. Ihle macht einige Bemerkungen über Schnabel und Extremitäten der Pantopoden, da aber Ihle die Resultate der Arbeiten früherer Forscher nicht völlig gekannt zu haben scheint und sein eigener Aufsatz von Irrtümern wimmelt, halte ich es für überflüssig die in dem Aufsatz zu Tage tretenden Ansichten zu referieren.

Meinert 1898. Meinert ist der erste, der nachzuweisen sucht, dass der Bau des Schnabels leicht rein mechanisch zu erklären sei, und um dies zu beleuchten, stellt Meinert Vergleiche an zwischen dem Schnabel und dem Saugrohr der Tipuliden. Meinert meint, dass der Schnabel nur ein Auswuchs des Körpers sei, ebenso wie es mit dem Schnabel des Koenenia und der übrigen Arachnoiden der Fall sein sollte, mit welchem der Pantopodenschnabel, nach Meinert, homolog ist.

Meinert hält es für eine abgemachte Sache, dass bei allen Pantopoden p^4 und p^5 ganz abgeworfen werden, und dass die Palpen und die Eierträger diesen nicht entsprechen, weil sie nicht an denselben Stellen, wenn auch an demselben Segment wie diese Embryonalextremitäten herauswachsen. Er legt also den Pantopoden zwei weitere Extremitätenpaare bei als es die meisten Forscher tun.

Meinert meint ferner, dass die Cheliceren der Pantopoden denjenigen der Arachnoiden entsprechen und dass die Gangbeine der Pantopoden u. a. durch das Vorkommen von Nebenklauen Arachnoidenextremitäten und nicht Crustaceenextremitäten gleichen.

Meisenheimer 1902. Meisenheimer beschreibt und illustriert die Anlage des Stomodäums und des Schnabels. Ich will hier folgendes zitieren, weil es von der Entwicklung des Schnabels ein klareres Bild gewährt als Dohrns Beschreibung. Meisenheimer schreibt: "Mit dieser Mitteldarmanlage treten nun zur vollen Ausbildung des ganzen Darmtractus noch zwei weitere Anlagen in Verbindung, ein Stomodäum und ein Proctodäum. Das erstere, die Anlage des Vorderdarmes, lernten wir in seinen frühesten Stadien bereits kennen, aus einer schwachen Vertiefung am vorderen Pole ging dieselbe in eine tiefe Einsenkung über, die ein deutliches Lumen aufweist. Während diese unter nicht unbeträchtlicher Verdickung der Wandung tief nach innen und hinten wächst, beginnt sich ihre äussere Mündung von der Dorsalseite über die Vorderseite hinweg auf die Ventralseite zu verschieben, und beginnen sich zugleich die äusseren Ränder der Mündung ringförmig aufzuwulsten und

zum Schnabel vorzuwachsen." Ebenso wie DOHRN kann MEISENHEIMER entwicklungsgeschichtlich nichts nachweisen, was darauf deuten könnte, dass der Schnabel durch Verschmelzung einer Oberlippe mit einem postoralen Extremitätenpaar entstanden sei, sondern eher das Gegenteil, dass dies nicht der Fall sein könne.

LOMAN 1904 sucht den Beweis zu führen, dass die Zusammensetzung des Schnabels aus drei Antimeren nach einfachen, mechanischen Gesetzen erklärt werden könne, die sich auch in gewissermassen ähnlicher Weise bei mehreren anderen Tierformen geltend gemacht haben. LOMAN meint daher, dass DOHRNS Auffassung vom Schnabel als einem Organ "sui generis" modifiziert werden müsse.

LOMAN 1907 glaubt (mit DOHRN u. a. m. und gegen MEINERT), dass DOHRN in bezug auf das Verhältnis der Palpen und Eierträger zu p^4 und p^5 recht hatte, weil die Nerven nach den neuen Extremitäten (Palpen und Eierträgern) von denselben Ganglien ausgehen, von wo die Nerven nach p^4 und p^5 ausgingen. Die Eierträger wachsen an denselben Stellen heraus, wo die Spuren von p^5 wahrgenommen werden können. LOMAN meint, dass p^4 und p^5 vollständig verschwinden, bevor die Palpen und die Eierträger sich entwickeln.

RICHTERS 1912 beschreibt eine Larvenform, deren Zugehörigkeit fraglich ist. Wahrscheinlich handelt es sich gar nicht um eine Pantopodenlarve, weshalb ich die in der Mitteilung dargelegten Ansichten nicht referiere.

DOGIEL 1913. In bezug auf die Versuche, den Bau und die Entwicklungsgeschichte des Schnabels zu deuten, meint DOGIEL, dass wir seit DOHRNS Zeit nicht einen einzigen Schritt vorwärts gekommen seien, doch betont er die verdienstvolle Art, in der LOMAN die Dreistrahligkeit, des Schnabels als auf einfachen mechanischen Gesetzen beruhend erklärt. DOGIEL verwirft als unrichtig MEINERTS Versuch den Schnabel der Pantopoden und den der geschnäbelten Arachnoiden zu homologisieren.

DOGIEL behauptet ferner, das Problem von dem Verhältnis von Palpen und Eierträgern zu p^4 und p^5 endgültig gelöst zu haben und sagt, dass sie aus diesen hervorgegangen und also mit denselben homolog seien. Dies meint er bei Chaetonymphon spinosum GOODSIR beobachtet zu haben. DOGIEL sagt, allein der Umstand, dass die Palpen und die Eierträger nicht immer an derselben Stelle herauswachsen, wo zuvor die larvalen Extremitäten sassen, berechtige MEINERT nicht anzunehmen, dass sie den larvalen Extremitäten nicht entsprechen.

Auch findet DOGIEL, dass das Nervensystem seine Vermutung stütze: "... Was die andern Nerven anbetrifft, so verdient nur die Beobachtung Interesse, dass trotz der starken Atrophie der p^3,[1] der dieser Extremität

[1] p^2 und p^3 (DOGIEL) = p^4 und p^5 (WIRÉN).

entsprechende Nerv, erhalten bleibt. Die Erhaltung dieses Nerven bildet einen indirekten Beweis dafür, dass an Stelle der verschwundenen Extremität die definitiven p^3 des Tieres zur Entwicklung gelangen werden."

Daiber 1914 schreibt (Lang, Arn., Handbuch der Morph. etc.), dass der Schnabel eine Abgliederung des vordersten Rumpfsegmentes sei.

Zusammenfassung der Historik.

Der Bau und die Entstehung des Pantopodenschnabels bildet ein noch ungelöstes Rätsel, obwohl die embryologischen Untersuchungen erkennen lassen, dass nichts darauf hindeutet, dass die unteren Antimeren des Schnabels durch Verschmelzung eines Extremitätenpaares gebildet seien.

Es ist erwiesen, dass die Palpen und die Eierträger zwei selbständige Extremitätenpaare sind, und die Eierträger sind demnach nicht als Äste der Palpen aufzufassen.

Die meisten Verfasser vertreten die Meinung, dass die Palpen und die Eierträger den p^4 und p^5 der Larven entsprechen sollen, und Dogiel meint bewiesen zu haben, dass dies tatsächlich der Fall sei. Dogiels Beweisführung bedarf indessen meines Erachtens einer Bestätigung, weshalb ich weiter unten in diesem Kapitel auf die Frage nach diesen Extremitätenpaaren zurückkomme.

In der Historik habe ich die Auffassungen der einzelnen Verfasser von der Körpersegmentanzahl der Pantopoden nicht besonders hervorgehoben, weil ich der Meinung war, es sei besser nur eine kurze Zusammenfassung dieser Ansichten zu bringen.

Die Segmentanzahl ist durchweg nach der Anzahl entwickelter Extremitätenpaare beurteilt worden und die Angaben über die Anzahl der Segmente variieren mit den verschiedenen Ansichten von der Anzahl Extremitätenpaare. Die Unklarheit in bezug auf die vorderen zusammengeschmolzenen Körpersegmente ist indessen sehr gross, besonders wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, was zu dem vordersten derselben gehört. In der jüngsten Auflage von Langs Handbuch z. B. wird angenommen, dass der ganze Schnabel dem ersten Körpersegment angehöre und einen abgegliederten Teil desselben bilde.

Trotz aller Wechselung der Meinungen gibt es doch betreffs der Segmentanzahl der Pantopoden eine Anschauung, die für sämtliche späteren Forscher (d. h. von Hoek 1881 an), die sich mit der Ontogenese der Pantopoden beschäftigt haben, durchgängig gewesen ist, nämlich die, dass Protonymphon und Nauplius genau dieselbe Anzahl Körpersegmente haben.

Der Pantopodenschnabel.

Im vorhergehenden Kapitel berichtete ich über die Innervation des Schnabels und über die Tatsachen im Bau des Nervensystems, die darauf hindeuten, dass das obere Schnabelantimer paarig angelegt war und einem besonderen praecheliceralen Körpersegment angehörte, wie auch über die Ursachen warum ich der Meinung war, dass die ontogenetische Entwicklung des Schnabels als eine abgekürzte aufzufassen sei. Sind demnach gewisse Stadien in der Schnabelentwicklung vermutlich übersprungen oder undeutlich geworden, so besagt ja dies, dass die Aussicht durch embryologische Untersuchungen über die Bildung des Pantopodenschnabels Klarheit gewinnen zu können, sehr klein oder gar nicht vorhanden ist. Es muss ein anderer Weg gesucht werden, und ein solcher stände ja offen, wenn es gelänge den Pantopodenschnabel mit einem anderen Arthropodenschnabel, dessen Entwicklung bekannt wäre, zu homologisieren. Alle diesbezüglichen Versuche sind indessen resultatlos geblieben, und der Pantopodenschnabel bildet noch wie vorher ein Organ "sui generis", wie Dohrn ihn bezeichnete. Es erübrigte also nur, zu versuchen eine Homologie zwischen den einzelnen Antimeren des Pantopodenschnabels und Körperteilen anderer Arthropoden zu finden. Und als ich einigen Einblick in den Bau des Nervensystems des Schnabels gewonnen hatte, gelangte ich zu der Überzeugung, dass das obere Schnabelantimer der Pantopoden mit dem bei einigen Arachnoiden oder Arachnoidenlarven unter der Bezeichnung "rostrum" auftretenden Organ homolog sei.

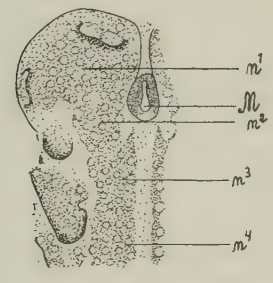
Das Rostrum der Arachnoiden ist nach seiner Anlage paarig [nach Mc Clendon (1901) u. a. m.], und die Anlagen der beiden Seiten werden durch die embryonale Mundeinbuchtung von einander getrennt (Textfig. 20). Das Rostrum wird dadurch unpaarig, dass die ursprünglich seitlich gestellten Teile dorsal von der Mundöffnung zusammenschmelzen, wenn diese während der Embryonalentwicklung eine immer ventralere Lage einnimmt (Textfig. 21). Das Rostrum wird von einem paarigen Zentrum im Gehirn innerviert. Dieses Zentrum, = dem von Saint Remy so genannten Rostralganglion, liegt zwischen dem Chelicerganglion und dem Gehirnabschnitt, dem Vorderhirn, das die Augen innerviert. Bei Embryonen z. B. von Skorpionen ist das Rostralganglion verhältnismässig selbständig (Textfig. 22), aber bei Imagines der meisten Arachnoiden ist es mehr oder weniger zwischen benachbarten Nervenzentren eingekeilt und sogar teilweise mit diesen verschmolzen. Nach Police's Skorpionuntersuchungen 1905 ist doch, auch bei Imagines, für das Rostrum ein inneres und für die Cheliceren ein besonderes, und zwar äusseres Paar nervöser Zentren im Gehirn vorhanden.

Das Rostrum wird vom Rostralganglion innerviert, jedenfalls scheint

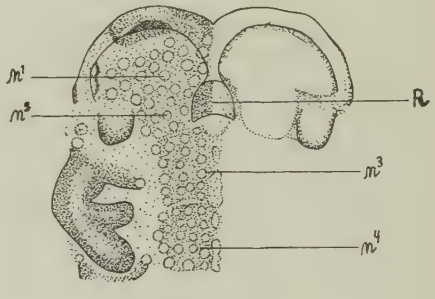
der Rostralnerv von diesem auszugehen und der Rostralnerv, der in seinem distalen Teil unpaarig ist, hat paarige Wurzeln.

Bei der Erörterung der Muskeln der Pantopoden beschreibt und illustriert Dohrn ein paariges Muskelbündel, das von der Basis des oberen Schnabelantimers den Schlundring durchdringt und dorsal an der Körperwand dicht hinter dem Augenhügel inseriert. Interessant ist nun folgender Auszug aus Gauberts (1892) Schilderung der Muskulatur im Rostrum der Araneiden: "Le rostre est soumis à l'influence d'un muscle s'insérant d'une part à sa base et d'autre part à la partie dorsale médiane du céphalothorax, derrière les yeux. L'insertion des fibres musculaires se fait directement sur le squelette sans l'intermédiaire de tendons. Ce muscle est élévateur."

Das Rostrum der Arachnoiden ist hauptsächlich in dorsoventraler Richtung beweglich.



Textfig. 20.



Textfig. 21.

Diese Textfiguren zeigen zwei Stadien in der Embryonalentwicklung von Centrurioides vittatus Say.; nach Mc Clendons Untersuchungen. Fig. 20 — Stadium 2; Fig. 21 — Stadium 3; *n* 1—4 — erstes bis incl. viertes Neuromer; *M* — Mund; *R* — Rostrum. (Figuren nach Mc Clendon).

Wenigstens bei den Pseudoscorpionidenlarven hat das Rostrum eine mit besonderen Chitinbildungen versehene Rinne an der Unterseite.

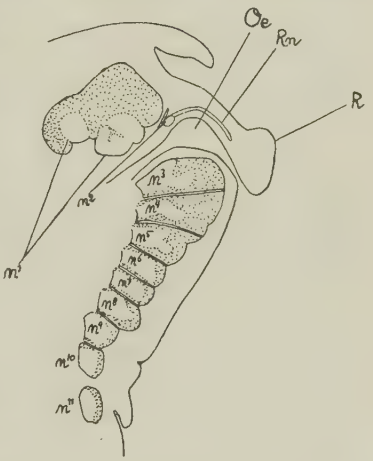
Aber was ist denn das Rostrum der Arachnoiden und wie verhält es sich mit den Zentren des Rostralnerven im zentralen Nervensystem?

Darüber sind die Meinungen besonders geteilt. Ich werde hier einige Referate und Zitate wiedergeben um dies zu beleuchten, und ausserdem eine vergleichende Untersuchung des sog. Rostrocheliceralganglions der Skorpione mitteilen und kurz die Resultate darlegen, zu welchen diese Untersuchung geführt hat.

In der neuesten Auflage von Langs Handbuch 1913—14 findet sich folgender Vergleich des Gehirns der Arachnoiden mit demjenigen anderer Arthropoden: "Als Resultat der morphologischen Untersuchung der

einzelnen Gehirnabschnitte bei den verschiedenen Abteilungen der Arthropoden wurden folgende Verhältnisse festgestellt.

Der über dem Schlund gelegene Teil des Nervensystems, das Oberschlundganglion oder Gehirn, lässt bei Myriapoden und Insekten — wie auch bei den Crustaceen — 3 Abschnitte unterscheiden, die ebensovielen ursprünglichen Ganglienpaaren entsprechen und in der Reihenfolge von vorn nach hinten als Proto-, Deutero- und Tritocerebrum bezeichnet werden. Vom Protocerebrum gehen die Augennerven ab. Im Deutocerebrum entspringen die Nerven der Antennen bei Myriapoden und Insekten, diejenigen der Antennulae (vordere Antennen) bei Crustaceen. Das Tritocerebrum gibt dem Oberlippennerv und den Visceralnerven den Ursprung (bei den Crustaceen ausserdem in seinem vorderen Abschnitt den Nerven der hinteren Antennen). Die beiden Hälften des Tritocerebrum sind durch eine unter dem Schlund verlaufende (postoesophageale) Schlundkommissur verbunden. Bei gewissen Myriapoden jedoch (Chilopoda, exklusive Scutigera) nimmt diese Tritocerebralkommissur eine praeorale Lage ein und schliesst sich dem Gehirn an.



Textfig. 22.
Centrurioides vittatus Say. Medianschnitt durch ein Embryo in Entwicklungsstadium Nr. 7, nach Mc Clendon. n 1—11 — »cross commissures» des ersten bis incl. elften Neuromers; *R* — Rostrum; *Rn* — Rostralnerv; *Oe* — Oesophagus.

Am Gehirn der Arachnoidea sind nur 2 Abschnitte zu unterscheiden, von welchen der erste die Augennerven abgibt und dem Protocerebrum der übrigen Arthropoden entspricht. Aus dem 2. auch als Rostromandibularganglion bezeichneten Gehirnabschnitt entspringen ausser einem Paar Visceralnerven diejenigen des Rostrum und der Cheliceren. Wahrscheinlich besteht dieses Rostromandibularganglion aus ursprünglich 2 Ganglienpaaren. Embryologische Untersuchungen haben gezeigt, dass die Cheliceren und deren Ganglien ursprünglich dem 1. postoralen Segmente angehören und erst sekundär während des Verlaufes der Entwicklung nach vorn verlagert werden und dem Gehirn sich anschliessen. Auch finden sich auf gewissen Entwicklungsstadien zwischen den optischen Ganglien und denjenigen der Cheliceren ein Paar kleiner Anschwellungen, die den Rostralganglien entsprechen. Das vordere dieser zwei das Rostromandibularganglion der Arachnoidea zusammensetzenden Ganglienpaare entspricht wahrschenlich dem Tritocerebrum der Insekten, Myriapoden und Crustaceen. (Von demselben gehen hier wie dort die Visceralnerven und der Rostralnerv ab.) Das hintere Ganglienpaar jedoch, dem die

Chelicerennerven entspringen, hat im 'Gehirn' der Insekten, Crustaceen und Myriapoden kein Homologon, sondern entspricht vielmehr dem die Mandibeln innervierenden ersten Ganglienpaar des Bauchmarks dieser Arthropoden. Nach dieser, auf die ausgedehnten Untersuchungen von Saint-Remy (1887) sich stützenden Auffassung würden also die Cheliceren der Arachnoiden den Mandibeln der Crustaceen, Myriapoden und Insekten entsprechen . . ."

Gerade über das sogenannte Mandibularganglion des Arachnoidengehirns [= Rostro-Chelicerenganglion = (Rostro-) Cheliceralganglion] sind die Meinungen sehr geteilt und den noch unbewiesenen Theorien Saint-Remys hat es an Gegnern nicht gefehlt.

Mc Clendon 1904 beschreibt ausführlich und sorgfältig die Entwicklung des Nervensystems und der Extremitäten bei Skorpionen. Beim Embryo besteht die Anlage des Rostralganglions nach Mc Clendon aus einem besonderen, praeoesophagealen Neuromer (Textfig. 22), während die Anlage des Chelicerenganglions deutlich getrennt und suboesophageal ist.

Nach Police 1905, der ein Rostralganglion und ein Chelicerenganglion unterscheidet, sind die beiden Hälften des Rostralganglions durch eine praeoesophageale Kommissur vereinigt, während die Ganglienhälften der Cheliceren durch eine suboesophageale Kommissur unter einander vereinigt sind.

Aber nach der letzten Untersuchung, Holmgren 1916, sollten das Rostralganglion und das Chelicerenganglion zusammen ein einziges Ganglion bilden, das zwei suboesophageale Kommissuren hat und sich also in der Beziehung wie eines der folgenden postoesophagealen Ganglien verhält. Nach Holmgren sollten die Zentren des Rostralnerven im Chelicerenganglion sein, und es sollten keine besondere Neuropilemkerne für den Rostralnerven median vor dem Chelicerenganglion existieren. Das Rostralganglion soll nach Holmgren nur die praeoesophageale Kommissur des Hinterhirns, die sogenannte "Stomodealbrücke", bilden und seine Wurzel im Chelicerenganglion haben.

Holmgren schreibt u. a. folgendes über das (Rostro-) Chelicerenganglion bei den Gonyleptidae: "Der oberste Teil der breiten Schlundkommissuren wird von dem Rostro-Chelicerenganglion gebildet. Von der Seite gesehen (Textfig. 12) bildet die Filarmasse von diesem Ganglion gleichsam eine innere verdickte Partie des Chelicerennerven. Von oben gesehen ist sie breit und flach und schickt an ihrem Vorderrand den anfangs kegelförmigen, dann gleichschmalen Rostralnerven aus. Dorsal und vorn ist die Masse von dem dorsalen Gehirnteil recht wohl getrennt, hinten aber geht die Filarmasse der beiden Gehirnteile direkt, ohne deutliche Grenze in einander über. Ähnlich verhält es sich mit der Abgrenzung des Rostro-Chelicerganglions gegen das Brustganglion: vorne deutlich, hinten undeutlich. Das in Frage stehende Ganglion besitzt zwei Kommissuren, eine vordere schwache und eine hintere kräftige

(morphologisch eine ventrale, resp. eine dorsale). Beide diese Kommissuren verlaufen unterhalb des Schlundes (Textfig. 12 Com.), eine für die Segmentierungsfrage äusserst bedeutungsvolle Tatsache.

Während der Chelicerennerv fast gerade nach vorn zieht, nimmt der Rostralnerv einen eigenartigen Verlauf, indem er sofort nach oben an den Seiten des Schlundes zieht, um dann ziemlich hoch am Gehirn nach vorn umzubiegen und das Gehirn vorn nahe an der Mediallinie zu verlassen. Die Wurzel dieses Nerven ist somit paarig. Indem aber die Wurzelstücke sich so bald vereinen, wird der Nerv distal unpaar.

Ganz ähnlich wie das Rostro-Chelicerganglion verhalten sich die Ganglien der Brustganglienmasse. Sie besitzen alle eine vordere, resp. untere und eine hintere, resp. obere Kommissur, von denen die hintere (obere) die kräftigere ist. Da der Bau des Brustganglions nicht im Rahmen meiner Untersuchung liegt, gehe ich hier nicht näher darauf ein. Ich konstatiere nur noch einmal, dass das Rostro-Chelicerenganglion mit den Ganglien der Brustganglienmasse prinzipiell vollständig übereinstimmt."

Und über das "(Rostro-) Cheliceralganglionpilem und die Stomodealbrücke" der Skorpione schreibt Holmgren u. a. folgendes: "Die Rostrallobe gehört freilich dem Cheliceralganglion an und bildet die s. g. Stomodealbrücke. Der basal paarige Rostralnerv durchbohrt auf seinem Weg vom Cheliceralteil des fraglichen Neuropilems diesen Teil und bei oberflächlicher Beobachtung sieht es so aus, als käme der Nervus rostralis vom supraoesophagealen Zentrum. Dem (Rostro-) Cheliceralganglion gehören zwei Kommissuren, eine vordere und eine hintere, an. Beide sind sie suboesophageal."

Sehr schwer zu verstehen scheint mir Holmgrens Beschreibung vom "(Rostro-) Cheliceralganglion". Dieses Ganglion wird von Holmgren einem der folgenden, postoesophagealen Ganglien gleichgestellt, weil es, ebenso wie diese, zwei Kommissuren, beide suboesophageal, hat.

Holmgren schreibt aber (S. 95) von der "Stomodealbrücke", die nach Holmgren eine praeoesophageale Kommissur ist: "Die Wurzeln derselben liegen im Chelicerenganglion". Sofern ich Holmgrens Ausdruck richtig verstehe, muss ich annehmen, dass Holmgren sich damit selbst widerspricht, wenn er hervorhebt, dass das "(Rostro-) Cheliceralganglion" nur zwei Kommissuren habe, welche beide suboesophageal seien. Wie steht es dann mit der Ebenbürtigkeit dieses Ganglions mit einem der postoesophagealen Ganglien, wenn man auf diese Weise annehmen müsste, dass das "(Rostro-) Cheliceralganglion" eine praeoesophageale und zwei suboesophageale Kommissuren habe, was unleugbar recht eigentümlich wäre?

Um mir eine auf eigene Untersuchungen gestützte Auffassung betreffs des vorstehend erörterten Problems bilden zu können, beschloss ich einige Schnittserien durch die Gehirne von einige grossen Arachnoiden

mit einem gut entwickelten Rostrum anzufertigen. Besonders geeignete Formen fand ich unter den Sammlungen des hiesigen Museums in *Heterometrus cyaneus* C. L. Koch und *Centrurus margaritatus* Gerv., welche recht kleine Cheliceren und ein relativ sehr grosses Rostrum haben. Die Gehirne wurden teils an einigen ausgewachsenen, teils an einigen halberwachsenen Individuen herausseziert, welche recht lange in Spiritus gelegen hatten, so dass die Ganglienzellen freilich defekt, aber doch deutlich, und die Nervenfaserzüge sehr deutlich zu sehen waren. Ich machte Horizontal- und Querschnittserien mit einer Schnittdicke teils von 5 μ, teils von 7,5 μ.

Dass ich als Material für diese Untersuchung Skorpione wählen konnte, die ein gut entwickeltes Rostrum haben, ist von grosser Wichtigkeit, denn es verhält sich ja so, dass die Nerven eines Organs verhältnismässig grosse Zentren im zentralen Nervensystem haben, wenn das betreffende Organ gut entwickelt und gross ist; ist andererseits das Organ reduziert, so werden auch seine Nervenzentren in einer gewissen Proportion reduziert.

Sollte es nun zutreffen, dass der Rostalnerv, wie Holmgren meint, seine Zentren im Chelicerenganglion hat, so würde natürlich das von Holmgren in Frage gestellte Rostralganglionneuropilem zwischen den beiden Neuropilemkernen des Chelicerenganglions keinen Einfluss dadurch erleiden, dass das Rostrum bei diesen Skorpionen stark entwickelt ist. Man hätte dann statt dessen zu erwarten, dass das bewusste Neuropilem nach wie vor so wenig entwickelt wäre, dass das Vorhandensein eines besonderen, medianen Rostralneuropilems tatsächlich in Frage gestellt werden könnte.

Sollte aber dagegen eine gut entwickelte, paarige Neuropilemmasse zwischen den Zentren der Chelicerennerven vorhanden sein, so müsste man vermuten, dass der Rostralnerv auch von besonderen Rostralnervenzentren Nervenfasern erhielte.

Da die beiden von mir untersuchten Skorpionarten sich in bezug auf den Bau des Nervensystems völlig übereinstimmend erwiesen, halte ich mich bei der Beschreibung der Einfachheit halber nur an die eine derselben, nämlich Heterometrus cyaneus.

An den Schnittserien konnte die Frage nach diesem umstrittenen "Rostrocheliceralganglion" sogleich gelöst werden. Das "Rostrocheliceralganglion" besteht nämlich aus zwei Ganglien, einem Rostralganglion und einem Chelicerenganglion.

Das Rostralganglion liegt wie eine Brücke über dem Oesophagus mit seiner dorsalen Partie, von welcher der Rostralnerv ausgeht, ziemlich weit vorspringend, aber mit den grössten Neuropilemmassen etwas an den Seiten des Oesophagus. Die Brückenform ist aus Fig. 25, Taf. XIII ersichtlich und die Lage der bei diesem Skorpion beträchtlichen Neuropilemmassen des Ganglions in Fig. 27–29, Taf. XIII.

In Fig. 26—29, Taf. XIII geht ja aus dem Aussehen der Neuropilemkerne unmittelbar hervor, dass es sich nicht lediglich um eine praeoesophageale Kommissur handelt. In Fig. 26, Taf. XIII sieht man die Ausdehnung bis gegen die Mitte der Loben des Chelicerenganglions und zwischen diesen auch ein paar Ganglienzellenhaufen, welche den oberen Teil der beiden Loben des Rostralganglions bilden. Es sind also, zwischen den beiden Nervenzentren der Cheliceren gelegen, zwei in ihren distalen und dorsalen Teilen von einer zweilobierten Ganglienzellenpartie umgebene Neuropilemkerne — die Neuropilemkerne und Ganglienzellenloben des Rostralganglions — vorhanden.

Diese beiden Neuropilemkerne des Rostralganglions sind durch zwei brückenförmige, praeoesophageale Kommissuren, eine vordere etwas schwächere und eine hintere etwas stärkere, mit einander verbunden; eine Kommissurenanordnung, die also mit derjenigen der postoesophagealen Ganglien übereinstimmt. Der dorsale Teil der beiden Kommissuren des Rostralganglions ist in Fig. 28, Taf. XIII zu sehen.

Der dem Rostrum zunächstliegende Teil des Rostralganglions, und zum Teil auch der dorsale Teil desselben, ist verhältnismässig frei, aber nach hinten steht das Rostralganglion [bei Imagines, um die es sich hier handelt] ohne markierte Grenze durch Konnektive mit dem Vorderhirn in Verbindung.

Nach aussen und unten steht das Rostralganglion durch Konnektive in Verbindung mit dem Chelicerenganglion. Der Rostralnerv hat seine Zentren in den etwas seitlich gestellten Neuropilemmassen des Rostralganglions, und die Wurzeln des Rostralnerven gehen von da nach dem dorsalen Mittelteil des Ganglions hinauf, von wo der Rostralnerv als ein beim Austritt aus dem Gehirn unpaariger Nerv ausgeht.

Ob der Rostralnerv auch direkt Nervenfasern vom Chelicerenganglion empfängt oder nicht, habe ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden können. Sollte es aber tatsächlich der Fall sein, so ändert es gleichwohl im Prinzip nichts an dem oben Gesagten. Denn, denken wir z. B. an die Ganglien, welche das zweite, dritte und vierte Gangbeinpaar der Pantopoden innervieren, so gibt ein jedes dieser Ganglien an die respektive Extremität ein Nervenpaar ab. Jeder dieser Nerven gibt gleich nach dem Austritt aus dem Ganglion einen kleinen Ast an das davorliegende Segment ab. Ich habe freilich kein ähnliches Verhältnis betreffs der vorderen Ganglien konstatiert, aber es wäre ja denkbar, dass es gleichwohl vorkommt. Sollte dies nun beim Chelicerenganglion der Fall sein, so lässt sich ja sehr wohl denken, dass dieses an das Rostralsegment ein paar feine Nervenfaserbündel abgibt, ohne dass diese eben als ein paar gesonderte, freie Nervenäste hervortreten, vielmehr werden sie, dank der Lage der Ganglien, sekundär dem Rostralnerven folgen.

Ich kann, wie gesagt, hierüber nichts bestimmtes aussagen, da ich nicht habe entscheiden können, wie es sich tatsächlich damit verhalte,

aber Holmgrens Behauptung, dass der Rostralnerv seine Wurzeln in den Zentren der Chelicerennerven habe, könnte auf das Vorhandensein von ein paar solcher Nervenfaserbündel vom Chelicerenganglion nach dem Rostralsegment deuten.

Über die embryologischen Skorpionuntersuchungen Mc Clendons schreibt Holmgren unter anderem: "Die embryologischen Untersuchungen von Mc Clendon scheinen so genau ausgeführt zu sein, dass wir kaum an der Richtigkeit der Resultate zweifeln können. Wir können, glaube ich, uns sofort mit seiner Auffassung einverstanden erklären." Nun gut, nach diesen genauen Untersuchungen Mc Clendons wird das Rostralganglion als ein besonderes Neuromer angelegt, was auch mit dem Chelicerenganglion und den folgenden, postoesophagealen Ganglien der Fall ist. Der Unterschied ist nur der, dass das Rostralneuromer praeoesophageal und die folgenden Neuromeren postoesophageal sind (Textfig. 22). Das Rostralganglion zeigt noch bei den Imagines gewisser Skorpione, wenigstens bei den von mir untersuchten, deutlich seinen Charakter eines gesonderten Ganglions, und besitzt ebenso wie die Brustganglien zwei Kommissuren, von welchen die vorderste etwas schwächer ist, als die hintere. Diese drei Tatsachen beweisen, dass das Rostralganglion ein den nachfolgenden Ganglien homonomes Gebilde ist.

Das Chelicerenganglion ist, wie das Rostralganglion, in seinem distalen Teil verhältnismässig frei, steht aber durch starke Konnektive und ohne markierte Grenze mit dem Vorderhirn in Verbindung. Schräg nach innen und oben steht das Chelicerenganglion durch Konnektive mit dem Rostralganglion in Verbindung und nach hinten in Konnektivverbindung mit den Brustganglien. Die beiden Kommissuren des Chelicerenganglions sind (nach Holmgren) suboesophageal, und eine praeoesophageale Kommissur hat nicht festgestellt werden können.

Mit dieser an Heterometrus cyaneus und Centrurus margaritatus ausgeführten Untersuchung hat meines Erachtens die "Stomodealbrücke" eine sehr einfache und natürliche Erklärung erhalten, wie auch im übrigen in grossen Zügen die Zusammensetzung des ganzen Arachnoidengehirns, welche, wie aus dem vorhergehenden Kapitel ersichtlich ist, prinzipiell mit der des Pantopodengehirns vollständig übereinstimmt.

Das bedeutungsvollste und vorzüglich schöne Resultat in der grossen Arthropodenarbeit Holmgrens ist, dass Holmgren eine lange Kette von Gehirnhomologien hat nachweisen können, welche beweisen, dass das Proto- + Deutocerebrum der Arthropoden von Ganglien im Prostomium der Anneliden abgeleitet werden kann. Holmgren hat also nachgewiesen, dass das Proto- + Deutocerebrum = Vorderhirn — der Arthropoden eine Differenzierung des praeoralen Nervensystems der Anneliden und die einzige ursprünglich praeosophageale Partie des zentralen Nervensystems der sämtlichen Arthropoden ist. Die darauf folgende Abteilung im zentralen Nervensystem, das Tritocerebrum, ist ursprünglich

postoesophageal und hat auch, nach Holmgren, bei den Arthropoden im allgemeinen seine Kommissuren postoesophageal erhalten, selbst wenn die eigentlichen Ganglienloben mehr oder weniger cephalisiert sind. Nach Holmgren hat das Tritocerebrum nur bei den Chilopoden praeoesophageale Kommissuren. Die Arachnoiden haben ein unsegmentiertes Vorderhirn, das, wie Holmgren nachgewiesen hat, dem Proto- + Deutocerebrum der Crustaceen, der Myriapoden und der Hexapoden entspricht.

Das Vorderhirn der Pantopoden ist auch, ebenso wie das der Arachnoiden, seinem Aussern nach unsegmentiert, obgleich in frühen Entwicklungsstadien (Textfig. 9) [auch dies in Übereinstimmung mit den Arachnoiden (den Skorpionen)] zwei Neuropilemmassen unterschieden werden, von welchen die vordere die Augennerven abgibt.

Ich habe nicht versucht die einzelnen Teile des Vorderhirns der Pantopoden mit besonderen Teilen im Vorderhirn der Arachnoiden zu homologisieren, aber aus der vollständigen Übereinstimmung zwischen dem Hinterhirn der Pantopoden und der Arachnoiden geht hervor, dass auch das Vorderhirn der Pantopoden demjenigen der Arachnoiden entsprechen muss, wenigstens insofern, als auch das Pantopodenvorderhirn ein Proto-Deutocerebrum ist.

Wie das Gehirn der Pantopoden besteht das Arachnoidengehirn aus einem unsegmentierten Vorderhirn und dem Hinterhirn. Das Hinterhirn der Arachnoiden besteht ebenso wie das der Pantopoden aus dem Schlundring + zwei cephalisierten Bauchganglien. Von diesen zwei cephalisierten Ganglien, dem Rostralganglion und dem Chelicerenganglion, bildet das Rostralganglion den vordersten, medianen Teil des Hinterhirns und das Chelicerenganglion + Schlundring den äusseren und den hinteren Teil desselben.

Das Rostralganglion der Skorpione ist meines Erachtens als ein während der phylogenetischen Entwicklung derselben so frühzeitig cephalisiertes vorderstes Bauchganglion anzusehen, dass es nunmehr schon bei den Skorpionlarven praeoesophageal ist.

Dass das Rostralganglion ein mit einem Brustganglion homonomes, praeoesophageales Ganglion ist — woraus hervorgeht, dass, zwischen den vom Vorderhirn innervierten Körpersegmenten und dem Chelicerensegment noch ein weiteres Körpersegment, das Rostralsegment, existiert — bringt ja Klarheit in einige von den alten Problemen der Arthropodenforschung.

Da es in diesem Zusammenhang für den Zweck meiner Abhandlung zu weit führen würde, die ganze diesbezügliche Literatur über die Arachnoiden durchzugehen, werde ich es dabei bewenden lassen folgendes

Zitat aus Langs Handbuch (1913–1914) wiederzugeben, um damit diese Probleme darzulegen.

"Die Tatsache, dass die Chelicerenganglien der Arachnoiden ursprünglich postoral gelegen sind und erst sekundär in der Ontogenese mit dem Gehirn verschmelzen, erinnert an Vorgänge, wie sie ganz ähnlich bei der Entwicklung der hinteren Antennen der Krebse zu beobachten sind. Von manchen Forschern sind daher die Cheliceren der Arachnoiden mit den hinteren Antennen der Crustaceen verglichen worden. Doch ist unterdessen auch für die den Antennulae (vordere Antennen) der Krebse entsprechenden Antennen der Myriapoden und Insekten eine ursprünglich postorale Lage nachgewiesen worden (wahrscheinlich gilt dasselbe auch für die Antennulae), so dass diesem Umstand wohl keine ausschlaggebende Bedeutung beigemessen werden kann. Es scheint vielmehr, dass ganz allgemein bei den Arthropoden sämtliche Ganglien der Kopfgliedmassen den Ganglien des Bauchmarkes homonom sind und Homologa von Bauchmarksganglien der Anneliden darstellen.

Ob den Antennen entsprechende Gliedmassen den Arachnoiden völlig fehlen, ist nicht sicher festgestellt. Ein während der Embryonalentwicklung vorübergehend auftretendes, vor den Cheliceren gelegenes, rudimentäres Extremitätenpaar soll bei verschiedenen Formen vorkommen. Mit Sicherheit nachgewiesen ist jedoch das Auftreten eines selbständigen praecheliceren Cölomabschnittes. Diese Gliederung des Mesoderms kann als ein Hinweis gelten auf ein den Vorfahren zukommendes, vor den Cheliceren gelegenes, weiteres Kopfsegment."

Ein Vergleich des Hinterhirns der Pantopoden mit dem der Arachnoiden zeigt ja, dass sie im Prinzip und auch zum Teil in Einzelheiten vollständig mit einander übereinstimmen und als völlig homolog angesehen werden müssen. Daraus folgt auch, dass man das Rostralsegment der Pantopoden mit demjenigen der Arachnoiden homologisieren muss, und ich habe zuvor die Gründe dargelegt, die dafür sprechen, dass das obere Schnabelantimer der Pantopoden und das Rostrum der Arachnoiden homologe Bildungen sind.

Das Rostralsegment der Pantopoden entbehrt völlig Extremitäten aber in der Literatur über die Arachnoiden finden wir ja Angaben über ein in embryonalen Stadien bei gewissen Arachnoiden vorkommendes praechelicerales Extremitätenpaar.

Sieht man das Schema "Bekannte und aus der Untersuchung hervorgegangene Gehirnhomologien oder Andeutungen zu Homologien" S. 270–271, und das Schema auf den beiden folgenden Seiten in Holmgrens Arbeit (1916) an, so wird man finden, dass Holmgren das Cheliceralganglion des Limulus und der Arachnoiden mit dem Ganglion des "2. Antennal- und Oberlippensegments" der Crustaceen und mit dem Ganglion des Oberlippensegments (= Tritocerebrum) von Myriapoden und Insekten homologisiert. Wäre eine solche Homologie mit dem wirklichen Sach-

verhalt übereinstimmend gewesen, so wäre, wie mir scheint, eine grosse Kluft zwischen Limulus + Arachnoiden auf der einen Seite und Crustaceen + Myriapoden + Insekten auf der anderen vorhanden gewesen. Diese Kluft ist sehr erheblich verringert durch die Feststellung, dass das Rostralganglion mit dem Tritocerebrum der Crustaceen, der Myriapoden und der Hexapoden homolog sein muss. Denn das Rostralganglion ist, ebenso wie das Tritocerebrum, das vorderste ursprünglich postorale Ganglion und gibt, auch in Übereinstimmung mit dem Tritocerebrum, die stomatogastrischen Nerven und den Nerv nach der Oberlippe ab (wo eine solche entwickelt ist, wie es ja bei den Pantopoden der Fall ist).

Ich habe keine Gelegenheit gehabt, das Gehirn des Limulus zu untersuchen, aber nach Holmgren soll dasselbe mit demjenigen der Arachnoiden nahe übereinstimmen und auch seinerseits eine "Stomodealbrücke" haben, von welcher Holmgren schreibt: "Pons stomodei (Textfig. 8, 9 *St. Br.*) liegt auf der Ventralseite des Gehirns als eine freie hintere vor dem Oesophagus gelegene Kommissur. Die Wurzeln der Stomodealbrücke liegen im vordersten dorsomedialen Teil der Schlundkommissur im Gebiet der Stomodealnerven. Von der Brücke gehen die beiden (oder 3?) Rostralnerven heraus." Es scheint mir nicht zu kühn, daraus den Schluss zu ziehen, dass auch Limulus ein besonderes Rostralsegment und im zentralen Nervensystem ein Homologon zum Rostralganglion hat. Rechnen wir die Trilobiten, deren Gehirn natürlich unbekannt ist, und die schwerer vergleichbaren Onychophora (und Tardigrada?) nicht mit, so erhalten wir also eine in grossen Zügen vollständige Homologie zwischen dem Proto-Deuto-Trito-Cerebrum der sämtlichen übrigen Arthropoden.

Im Anschluss an vorstehende Erörterungen, und an die zuvor mit voller Sicherheit konstatierten Segmentierungsverhältnisse sind meines Erachtens auch die Fragen nach der Homologie zwischen den vordersten Körpersegmenten bei verschiedenen Arthropodengruppen hiermit entschieden, was die in dem diesem Kapitel beiliegenden Schema aufgenommenen Arthropoden anbelangt.

Das Vorderhirn ist, nach Holmgren, auf ein unsegmentiertes Nervensystem im Prostomium der Annelidtrochophora zurückzuführen, bleibt aber (ebenfalls nach Holmgren) bei den ursprünglicheren Arthropoden unsegmentiert, während das Vorderhirn bei den phylogenetisch jüngeren Arthropodengruppen freilich auch unsegmentiert angelegt wird, dann aber eine sekundäre Segmentierung durchmacht. Nach diesen Prinzipien gibt Holmgren folgende Übersicht von der Phylogenie der Arthropoden, nach dem Bau ihrer Gehirne beurteilt:

"Bei der Beurteilung der Phylogenie der Arthropoden ist erstens darauf Gewicht zu legen, dass es zwei verschiedene Gehirntypen gibt, nämlich einen Typus mit primär unsegmentiertem und einen mit sekundär segmentiertem Vordergehirn.

Homologien d

		Arthropoda chelicerata			Arthr	
	Segment	*Limulus*	*Arachnoidea*	*Pantopoda*	*Phyllopoda*	*Amphipoda und Isopoda*
I:e ursprünglich praeorale und unsegmentierte Körperabteilung	»1:es»	Vorderhirn-»segment»: ohne Antennen	Vorderhirn-»segment»: ohne Antennen	Vorderhirn-»segment»: ohne Antennen	Augensegment	Augensegment
	»2:es»				1. Antennal-segment	1. Antennal-segment
II:e ursprünglich postorale und segmentierte Körperabteilung	*1:es*	Rostralsegment	Rostralsegment	Rostralsegment	2. Antennal- und Oberlippen-segment	2. Antennal- un Oberlippen-segment
	2:es	Cheliceral-segment	Cheliceral-segment	Cheliceral-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment
	3:es	Pedipalpen-segment	Pedipalpen-segment	Pedipalpen-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment
	4:es	1. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment	Palpensegment	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment
	5:es	2. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	Eierträger-segment	1. Schwimmfuss-segment	Maxilliped-segment
	6:es	3. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment	2. Schwimmfuss-segment	1. Gangbein-segment
	7:es	4. Gangbein-segment	4. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	3. Schwimmfuss-segment	2. Gangbein-segment
	8:es	1. Abdominal-segment	1. Abdominal-segment	3. Gangbein-segment	4. Schwimmfuss-segment	3. Gangbein-segment

orderen Segmente.

oda mandibulata					
Decapoda	*Chilognatha*	*Chilopoda*	*Symphyla*	*Apterygota*	*Pterygota*
Augensegment	Augensegment	Augensegment	Protocerebral-segment	Augensegment	Augensegment
1. Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment
2. Antennal- und Oberlippen-segment	Oberlippen-segment	Oberlippen-segment	Oberlippen-segment	Oberlippen- (und Paraglossen-?) segment	Oberlippen-segment
Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment
1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment
2. Maxillar-segment	(rudimentär)	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment
1. Maxilliped-segment	Maxilliped-segment	Maxilliped-segment	1. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment
2. Maxilliped-segment	1. Gangbein-segment; einfach	1. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment
3. Maxilliped-segment	2. Gangbein-segment; einfach oder doppelt	2. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment
1. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment; doppelt	3. Gangbein-segment	4. Gangbein-segment	1. Abdominal-segment	1. Abdominal-segment

Der erste dieser Typen findet sich bei folgenden Gruppen:

1. Polychaeta errantia,
2. Onychophora,
3. Xiphosura,
4. Arachnoidea.

Der andere kommt folgenden Gruppen zu:

5. Crustacea,
6. Myriapoda,
7. Apterygota,
8. Pterygota.

Von einer Gehirnform wie diejenige der ersten Gruppe muss die andere Gruppe hergeleitet werden."

Zu dem ersten dieser zwei Typen gehört auch das Gehirn der Pantopoden.

Aus meinem Schema geht hervor, dass die Arthropoden, deren Gehirn von dem ersten Typus ist, dadurch charakterisiert werden, dass das zweite postoesophageale Segment mit ein paar Cheliceren versehen ist, während die Arthropoden, deren Gehirn von dem zweiten Typus ist, dadurch charakterisiert werden, dass das zweite postoesophageale Segment mit Mandibeln versehen ist.

Die Arthropoden des ersten Typus nenne ich mit einem gemeinsamen Namen Cheliceraten, die des zweiten Mandibulaten. Die Cheliceraten und die Mandibulaten sind offenbar von einander weit getrennt und repräsentieren zwei gesonderte Entwicklungsrichtungen unter den Arthropoden, was für die Entscheidung der Verwandtschaftsverhältnisse der Pantopoden von fundamentaler Bedeutung ist.

Einige, diese beiden Arthropodentypen trennende, wichtige Characteristica sind folgende:

A. Die Chelicerata:

1. *Das Vorderhirn ist unsegmentiert.*
2. *Die Kommissuren des Tritocerebrums sind praeoesophageal.*
3. *Die praeoesophageale Körperpartie ist vollständig unsegmentiert.*
4. *Die 1. Antennen fehlen.*
5. *Die Extremitäten des zweiten postoesophagealen Segments, die Cheliceren, sind sekundär praeoral und nicht zu Mundgliedmassen umgebildet.*
6. *Ein Cephalothorax ist stets vorhanden. Eine abgegrenzte Kopfkapsel fehlt vollständig.*

B. Die Mandibulata:

1. Das Vorderhirn ist segmentiert.

2. Die Kommissuren des Tritocerebrums sind postoesophageal, mit alleiniger Ausnahme derjenigen der Chilopoda.

3. Die praeoesophageale Körperpartie besteht aus zwei, sekundär ausgebildeten Segmenten. (Innere Segmentierung.)

4. Die 1. Antennen sind vorhanden.

5. Die Extremitäten des zweiten postoesophagealen Segments, die Mandibeln, sind seitlich gestellt und als Mundgliedmassen ausgebildet.

6. Eine abgesetzte Kopfkapsel bei sämtlichen, ausser den Crustaceen, welche entweder einen weniger deutlich abgesetzten Kopf oder auch Cephalothorax haben.

Auf dem Schema, S. 272—273, spricht Holmgren vom Vorderhirn und dem ersten und zweiten Segment der von demselben innervierten Körperteile, ohne näher anzugeben, wie er sich diese gedacht hat. Welche Teile zu diesen beiden Segmenten gehören, geht ja aus dem vorausgehenden Text hervor, aber nicht von welchem Typus die Segmente sind.

Wenn eine Art Segmentierung im Vorderhirn und der von demselben innervierten Körperpartie vorkommt, können ja die dadurch gebildeten Segmente nicht als den folgenden homonom angesehen werden, weil sie sekundär in einem Körperteil entstanden sind, der von der ursprünglichen Segmentierung, d. h. der Segmentierung, welche bei der Annelidtrochophora die postoralen Segmente erzeugt, nicht betroffen worden ist. Ich bin daher der Meinung, dass man gezwungen ist, den Unterschied, der zwischen den ursprünglich praeoralen und den ursprünglich postoralen Segmenten vorhanden ist, scharf zu pointieren, was ich auch mit den auf meinem Schema eingeführten Bezeichnungen bezweckt habe.

Nach dem Vorstehenden kann nun die Frage nach dem Pantopodenschnabel wiederaufgenommen werden. Aber zuerst muss ich hervorheben, dass aus den in diesem und dem vorhergehenden Kapitel vorkommenden Erörterungen und aus der Tatsache, dass die Pantopoden Cheliceraten sind, hervorgeht, warum ich in die Morphologie der Pantopoden solche Bezeichnungen eingeführt habe wie Rostralsegment, Rostralnerven, Pedipalpsegment, Pedipalpen, Pedipalpnerven, Pedipalpganglien u. s. w.

Der Pantopodenschnabel ist entstanden durch Verschmelzung eines oberen Antimers, bestehend aus Rostrum und Oberlippe, mit zwei unteren Antimeren, welche vorspringende Verlängerungen des Pedipalpsegments bilden, die an der Spitze die sehr kleinen Pantopodenpedipalpen tragen.

Ebenso wie die unteren Schnabelantimeren Verlängerungen des Pedipalpsegments sind, ist das Rostrum eine Verlängerung des Rostral-

segments und das Insertionsgelenk des Rostrums, wo sich ein solches Gelenk ausgebildet findet, muss als sekundär angesehen werden. Das Insertionsgelenk der unteren Schnabelantimeren ist auch sekundär, ebenso wie das Gelenk, das bei gewissen Arten zwischen Spitze und Insertion der unteren Antimeren zu finden ist.

Die Cheliceraten haben keinen abgesetzten, beweglichen Kopf, dafür ist dieses Gelenk zwischen "Rumpf" und Schnabel der Pantopoden entwickelt worden.

Wie ich oben erwähnt habe, ist es noch keinem Embryologen gelungen die Anlage und die früheste Entwicklung des Schnabels vollständig zu verfolgen. Aber das Rostrum der Pantopoden ist homolog mit dem der Arachnoiden, und die Cheliceren sowohl der Pantopoden als auch der Arachnoiden verschieben sich bei der ontogenetischen Entwicklung zu einer mehr oder weniger vollständig dorsalen Lage. Es ist bekannt, wie dies bei den Arachnoiden vor sich geht, und dank dieser Kenntnis könnte man, wie mir scheint, ein allem Anschein nach recht zuverlässiges Bild von der Schnabelentwicklung der Pantopoden erhalten, deren Verlauf ich mir in grossen Zügen so denke, wie die Textfig. 23 zeigt. Dieselbe Textfig. zeigt ja auch die Bildung des Hinterhirns und die Ursache, weshalb die Kommissuren des Rostralganglions praeoesophageal sind.

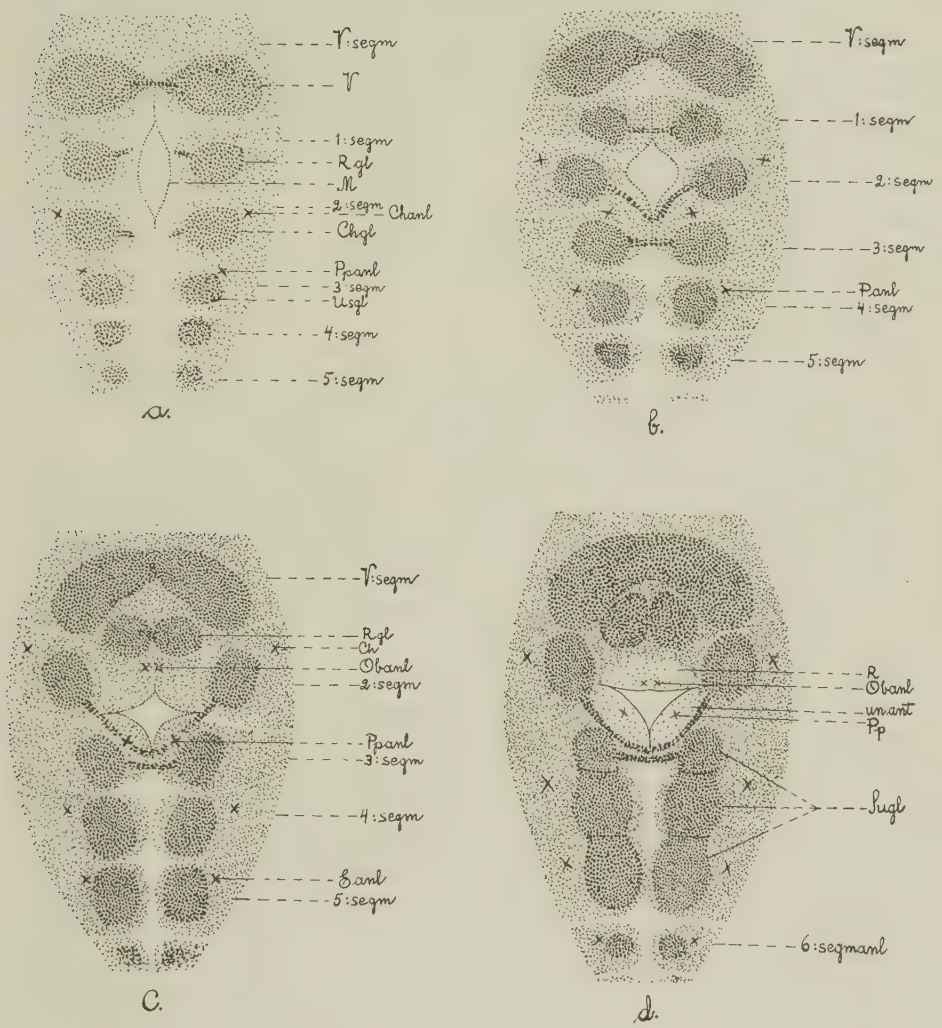
Dies vorausgesetzt kann man sich leicht vorstellen, wie die Kommissuren des Tritocerebrums (= des Rostralganglions) sich entwickeln und während der ontogenetischen Entwicklung der Pantopoden eine praeoesophageale Lage einnehmen, weil sie bei dieser wahrscheinlich nicht anfangen herauszuwachsen, bevor das Tritocerebrum mehr praeoesophageal, als postoesophageal ist.

Ist es demnach relativ leicht, die ontogenetische Entwicklung der Tritocerebralkommissuren der Pantopoden, und auch der Arachnoiden und der Chilopoden zu verstehen, so hält es um so schwerer die phylogenetische Entwicklung derselben zu ergründen.

Wir wissen, dass das Tritocerebrum ursprünglich postoesophageale Kommissuren gehabt hat, und ausserdem wissen wir, dass in der phylogenetischen Entwicklung der Arthropoden eine Tendenz das zentrale Nervensystem der vorderen Körperteile zu konzentrieren, und den Mund ventral zu verschieben vorhanden ist. Es wären demnach, wie mir scheint, nur zwei Entwicklungsrichtungen denkbar, welche beide darin resultieren, dass die Tritocerebralkommissuren praeoesophageal werden. - Ich setze hierbei voraus, dass Entwicklungsstadien, wo die ventrale Verschiebung des Mundes die Tritocerebralkommissuren abschneidet, undenkbar sind, weil sie einem der Prinzipien für den Bau des Nervensystems widersprechen würden.

Die erste der beiden Entwicklungsrichtungen würde dahin gehen, dass die ursprünglichen, postoesophagealen Tritocerebralkommissuren allmählich verschwinden und inzwischen durch neugebildete Kommissuren

ersetzt würden. Würde eine solche Veränderung aus postoesophagealem in praeoesophagealen Kommissurenverlauf nach dieser Entwicklungs-



Textfig. 23.

Der hypothetische Verlauf der Entwicklung des Schnabels und die Verschiebung und Kommissurbildung der vorderen Ganglien bei der Ontogenese der Pantopoden. *V:segm* — Vorderhirnsegment; *1:* — *6:segm* erstes bis incl. sechstes ursprünglich postorales Körpersegment; *anl* — Anlage; *V* — Vorderhirn; *R* — Rostrum; *Rgl* — Rostralganglion; *Ob* — Oberlippe; *M* — Mund; — *Chgl* — Cheliceren ganglion; *Ch* — Cheliceren; *Pp* — Pedipalpe; *P* — Palpe; *E* — Eierträger; *un ant* — unteres Schnabelantimer; *Usgl* — Ganglion der unteren Schnabelantimeren; *Sugl* — unteres Schlundganglion.

richtung erfolgen, so würden Arthropoden mit gleichzeitig sowohl post- als auch praeoesophagealen Tritocerebralkommissuren existiert haben oder eventuell noch existieren. Solche Fälle sind bisher nicht bekannt,

was ja freilich die Unmöglichkeit einer derartigen Entwicklungsrichtung nicht beweisen kann.

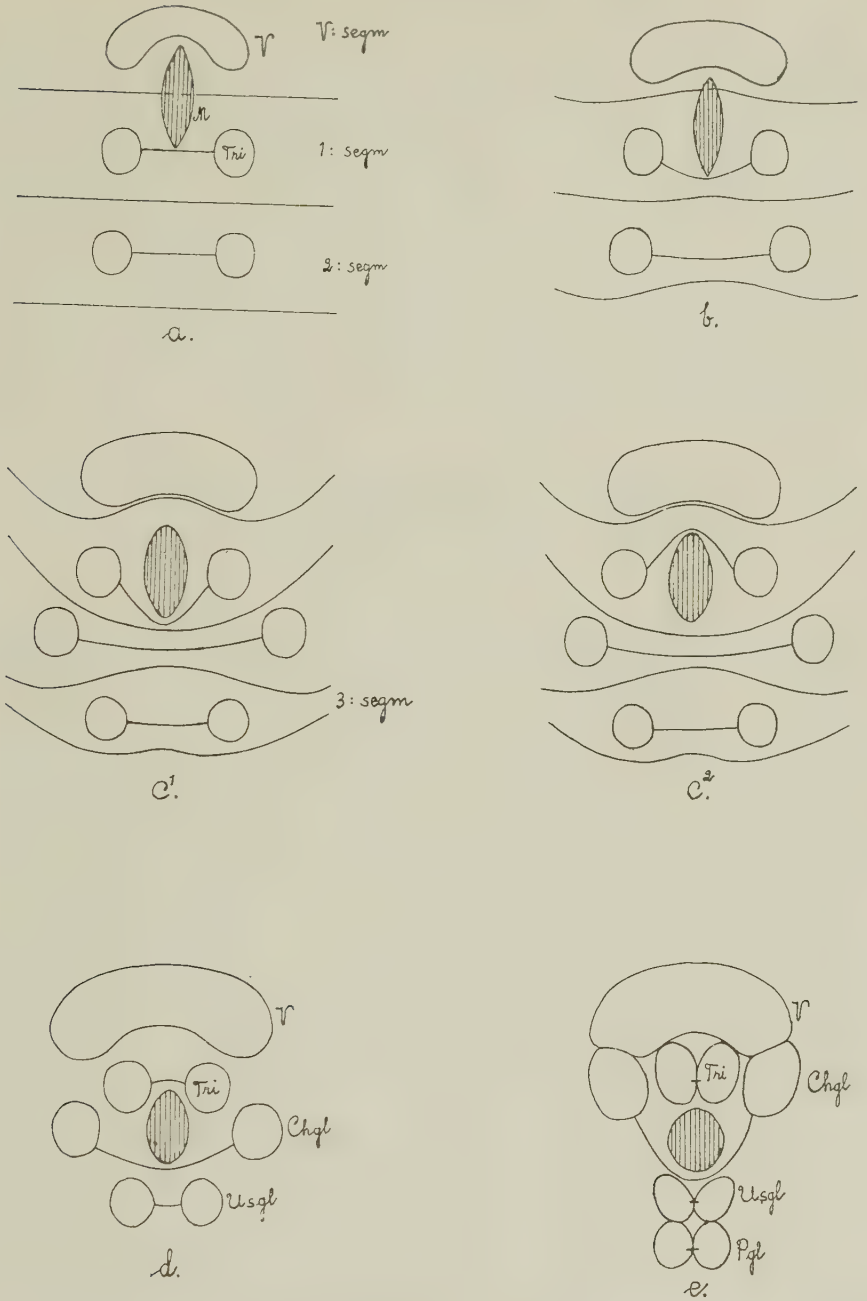
Die zweite Möglichkeit besteht darin, dass die ursprünglichen Kommissuren beibehalten würden, sich aber der Verschiebung des Mundes gegenüber passiv verhielten. Nach dieser Entwicklungsrichtung müssen nahestehende Arthropoden existiert haben oder eventuell noch existieren, welche entweder praeoesophageale oder auch postoesophageale Tritocerebralkommissuren haben. Unter den Myriapoden haben die Diplopoden postoesophageale, die Chilopoden dagegen praeoesophageale Tritocerebralkommissuren. Die Myriapoden dürften also besonders geeignet sein für ein ausführlicheres Studium dieser Verhältnisse, sofern nicht die beiden ebenerwähnten Unterklassen sich phylogenetisch als allzu weit entfernt herausstellen sollten.

Vieles scheint mir dafür zu sprechen, dass es diese zweite hypothetische Entwicklungsrichtung ist, nach welcher die phylogenetische Entwicklung der Tritocerebralkommissuren stattgefunden hat.

Die ontogenetische Entwicklung der Kommissuren ist zwar nicht vollständig bekannt, aber man weiss, dass sie sich relativ spät entwickeln, während die Verschiebung des Mundes relativ früh erfolgt. Erfolgt ferner die Entwicklung der Kommissuren insofern passiv im Verhältnis zur Mundverschiebung, als die Kommissuren eines Ganglions einander gerade gegenüber auf dem kürzesten Wege herauswachsen, dann werden die Kommissuren des Tritocerebrums während der phylogenetischen Entwicklung zuerst postoesophageal, darauf entweder post- oder praeoesophageal und schliesslich praeoesophageal sein.

Darf man annehmen, dass das was in diesem Fall das Tritocerebrum betrifft, auch für andere Ganglien im Prinzip gleich ist, was mir berechtigt erscheint, so erhält man dadurch meines Erachtens eine grössere Möglichkeit für die Beurteilung, wie die Entwicklung des vorderen Teils des Pantopodennervensystems vor sich gegangen ist.

Betrachten wir das Chelicerenganglion der Pantopoden, das im ersten Kapitel beschrieben wurde, so erinnern wir daran, dass das Chelicerenganglion im Gehirn eine sogar noch stärker dorsale Lage einnehmen kann, als es mit dem Rostralganglion der Fall war. Aber die Verschiebung des Chelicerenganglions nach vorn ist in der phylogenetischen Entwicklung späteren Datums, als die des Rostralganglions, und zwar so spät, dass sich die Verschiebung noch sehr deutlich in der ontogenetischen Entwicklung wiederspiegelt. Die Kommissuren des Chelicerenganglions haben daher Zeit genug sich während der Ontogenese auszubilden, lange bevor die vorgeschobene Lage sekundär fixiert worden ist. Daraus wird es verständlich, dass die Kommissuren des Chelicerenganglions postoesophageal sein können, obgleich das Ganglion selbst stark cephalisiert ist.



Textfig. 24.

Hypothetischer Verlauf der Entwicklung der Tritocerebralkommissuren sowie Verschiebung des Mundes und der vorderen Ganglien während der phylogenetischen Entwicklung der Arachnoiden und der Pantopoden. *a, b, c, d, e* — fünf Entwicklungsstadien: *a* und *b* mit suboesophagealen; *c* mit suboesophagealen (c^1) oder praeoesophagealen (c^2); *d* und *e* mit praeoesophagealen Tritocerebralkommissuren. *Tri* — Tritocerebrum; *Pgl* — Palpenganglion; die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 23.

Diese Verschiebungen erfolgen ja während der phylogenetischen Entwicklung bei den erwachsenen Tieren ganz langsam und werden darauf — noch langsamer — auf die Larvenformen übertragen. Bei den Pantopoden ist die Cephalisierung des Tritocerebrums und des Chelicerenganglions bedeutend weiter vorgeschritten als bei den Skorpionen. Da indessen, trotz der häufig so weit gegangenen Cephalisation, bei den Pantopoden keine praeoesophagealen Chelicerenganglionkommissuren, welche nach und nach die langen bogigen suboesophagealen Kommissuren ersetzen sollten, zu existieren scheinen, scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass die phylogenetische Entwicklung der Tritocerebralkommissuren nach dem zweiten Entwicklungstypus erfolgt ist, den ich schematisch in Textfig. 24 dargestellt habe.

Anzahl bekannter Segmente und Extremitätenpaare bei Protonymphonlarve und bei Imago eines mit 4 Gangbeinpaaren versehenen Pantopoden.

Unter allen denjenigen, welche Untersuchungen über die Entwicklung von p^4 und p^5 angestellt haben, ist Dogiel der einzige, der einen Fall — am Chaetonymphon — beobachtet hat, wo p^4 nicht ganz abgeworfen, sondern direkt zu einer neuen Extremität (= Palpe) ausgewachsen war. Doch hat Dogiel diese Entwicklung, die während zwei, durch eine Häutung getrennten Larvenstadien erfolgte, nur nach ihrer äusseren Form verfolgt. Von dem zweiten (VII., Dogiel) dieser Stadien hatte Dogiel ausserdem ein sehr knappes Material; er schreibt darüber: "Das Stadium VII (Textfig. 104) habe ich leider nur sehr selten angetroffen, so dass ich bezüglich seiner über recht spärliche Angaben verfüge". Aber welche Veränderungen haben während der Häutung stattgefunden? Ja, darüber gibt Dogiel keinerlei Aufklärung. Ausserdem war Dogiel der Meinung, dass das Nervensystem einen indirekten Beweis (siehe die Historik dieses Kapitels) für die Richtigkeit seiner Ansicht bilde. Dies ist indessen nicht der Fall. Es ist ein schon Dohrn bekanntes Verhältnis, dass bei solchen Pantopoden, wo bei Imagines Palpen und Eierträger rudimentär sind oder ganz fehlen, doch bei diesen die rudimentären Nerven der verschwundenen Extremitäten noch vorhanden sein und Muskeln und Integument an den Insertionsstellen innervieren konnten. Diese rudimentären Nerven verzweigten sich unbedeutend und gingen von gleichzeitig mit den Nerven reduzierten Zentren im zentralen Nervensystem aus. Dass Dogiel beobachtet hat, dass ein Stumpf vom Nerven der Larvenextremität noch übrig ist, nachdem die Larvenextremität abgeworfen war, kann daher keinen Beweis dafür bilden, dass die neue Extremität durch eine direkte, erneute Entwicklung eines proximalen Restes der Larvenextremität entstanden sei.

Ich habe an Schnittserien durch Entwicklungsstadien von Boreonymphon robustum die Angaben Dogiels u. a. doch bestätigen können. An diesen Serien habe ich beobachtet, dass die Nervenstümpfe, die nach dem Abwerfen der larvalen Extremitäten übrig bleiben, von neuem auswachsen und Palpen und Eierträger innervieren. Palpen und Eierträger entsprechen also p^4 und p^5 und sind erneuerte Extremitätenpaare an demselben Segment wie diese.

Hiermit sind die Segmentierungs- und Extremitätenfragen in bezug auf die Anzahl der zwischen dem Pedipalpsegment und dem Segment des ersten Beinpaares liegenden Körpersegmente klar. Hinter den am Ende des ersten Kapitels beschriebenen Ganglien und Körpersegmenten folgen:

2. Das *Palpensegment* mit dem *Palpenganglion,* das die Palpennerven abgibt und das zweite Ganglion des unteren Schlundganglions ist.

3. Das *Eierträgersegment* mit dazugehörendem *Eierträgerganglion,* das die Nerven nach den Eierträgern abgibt. Dieses Ganglion ist das dritte Ganglion des unteren Schlundganglions.

4. Das *erste Gangbeinsegment* mit dazugehörendem Ganglion, das die Nerven nach dem ersten Gangbeinpaar abgibt.

Dieses Ganglion ist bei manchen Arten frei, bei anderen wiederum (Dohrn) mit dem unteren Schlundganglion verschmolzen und bildet das vierte und bei den bisher untersuchten Pantopoden hinterste Ganglion des unteren Schlundganglions.

IV. Die darauf folgenden drei (oder vier, wenn das Ganglion des ersten Gangbeinpaares mit dem unteren Schlundganglion nicht verschmolzen ist) Gangbeinsegmente mit dazugehörenden Ganglien. Und ausserdem ein rudimentäres Segment, das bei den "decapoden" Pantopoden entwickelt und mit einem Paar Gangbeine versehen ist.

V. Das Analsegment mit dazugehörenden Ganglion. Ob bei den rezenten Pantopoden — zwischen dem Analsegment und dem letzten der Gangbeinsegmente — noch weitere entwickelte Segmente vorkommen, ist mir nicht bekannt, da ich keine Gelegenheit finden konnte, eine der (nach dem Bau des Nervensystems unbekannten) Pantopodenarten, welche "segmentiertes"(?) "Abdomen" (Dohrn) haben, zu untersuchen.

Die rezenten Pantopoden haben also:

A. Eine vordere, ursprünglich praeorale und unsegmentierte Körperabteilung.

B. Eine hintere ursprünglich postorale und segmentierte Körperabteilung, die bei den rezenten Pantopodenarten aus mindestens 11 Segmenten besteht.

Das Protonymphon besteht aus Körperabteilung A + den fünf ersten zur Körperabteilung B gehörenden Segmenten.

DRITTES KAPITEL.

Beiträge zur Kenntnis von den Augen der Pantopoden.

Einleitung.

Als ich die sehr knappe Literatur, die den Bau der Pantopodenaugen behandelt, durchging, fand ich, dass die bis jetzt auf diesem Gebiete ausgeführten Untersuchungen lange nicht ausreichen um uns einen eingehenderen Vergleich zwischen den Pantopodenaugen und den Augen anderer Arthropoden zu gestatten. Auch die letzte und ausführlichste Arbeit auf diesem Gebiete, diejenige von Sokolow (1911) ist in dieser Hinsicht ungenügend. Ich gestatte mir hier das Schema zu reproduzieren (Textfig. 25), das Sokolow vom Pantopodenauge entworfen hat. Die Richtigkeit dieses Schemas schien mir bei näherer Betrachtung sehr problematisch zu sein. In erster Linie betrifft das den Umstand, dass Sokolow glaubt, die Nervenfasern des Opticus treten gerade durch die Retinazellenspitzen in dieselben ein. Weiter gibt natürlich das eigentümliche Aussehen der "Pigmentzellen" zu der Vermutung Anlass, dass Sokolow sich in bezug auf dieselben geirrt habe; denn dass eine Pigmentzellschicht gleichzeitig so viele und sogar augenscheinlich diametral entgegengesetzte Funktionen haben sollte, scheint mir ganz unverständlich.

Da ich — mehr was das Wesentliche, als Einzelheiten betrifft — zu einer ganz anderen Auffassung gekommen bin als Sokolow, will ich dieselbe hier vorlegen und halte es für notwendig meine Beschreibung zum Teil der Darlegung Sokolows Schritt für Schritt folgen zu lassen. Und zwar teils darum, weil mir eine Wiederholung einer ganzen Reihe von Sokolow gegebener Einzelbeschreibungen unnötig scheint, und teils weil ich auf jeden Fall Sokolows Arbeit unablässig zitieren muss.

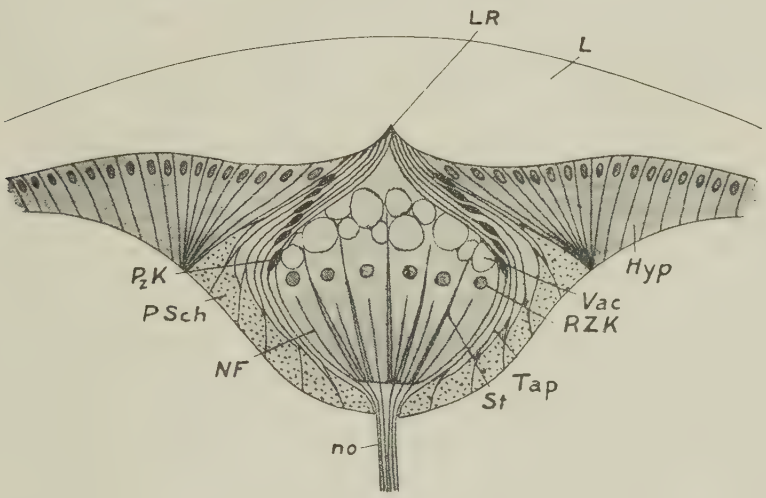
Historik.

Die älteren Verfasser, die sich mit dem Bau und der Innervation der Augen beschäftigt haben, und deren Beobachtungen von einiger Bedeutung sein können, sind Hoek und Dohrn (1881), welche viele wertvolle Aufklärungen über die Form der Augen und des Augenhügels, über die Lage der Augen im Verhältnis zu einander und zum Augenhügel wie auch über den gröberen Verlauf der Augennerven nebst einigem über die Form und den Bau der Linse geliefert haben. Ausserdem hat be-

sonders Hoek zur Kenntnis von der mehr oder weniger weitgehenden Reduktion der Augen bei manchen Pantopoden beigetragen und ganz kurz ein solches rudimentäres Auge nach einer Untersuchung von Boreonymphon robustum Bell beschrieben.

Der feinere Augenbau ist indessen sowohl Hoek als Dohrn entgangen und wenn sie auch dies und jenes von gewissen Zellen und Zellschichten gesehen haben, genügten doch die technischen Hilfsmittel, die diesen Forschern zur Gebote standen, nicht um ihnen eine hinreichende Orientierung der einzelnen Beobachtungen zu gestatten.

Morgan (1891) bringt eine in vielen Hinsichten vortreffliche Schilderung vom Pantopodenauge. Er beschreibt ebenso wie Hoek und Dohrn



Textfig. 25.

Schematischer Horizontalschnitt des Pantopodenauges; zeigt seinen einschichtigen Bau. *Hyp* — Hypodermis; *L* — Linse; *LR* — Linsenrinne; *NF* — Neurofibrille; *no* — Nerv; *Psch* — Pigmentschicht; *PzK* — Pigmentzellkerne; *RZK* — Retinazellkern; *St* — »Stäbchengebilde»; *Tap* — Tapetum; *Vac* — Vacuolenschicht. (Nach Sokolow.)

auch die Orientierung der Augen und des Augenhügels im allgemeinen, macht sich aber wie so viele andere und überhaupt alle, die über die Augen geschrieben haben, mancher Generalisierungen schuldig in bezug auf eine ganze Reihe von Einzelheiten, die indessen bei verschiedenen Arten sehr verschieden sind.

Im Gegensatz zu Hoek hat Morgan den abweichenden Bau der Ektodermzellen "in the region of the eye" richtig beobachtet und schreibt über dieselben: "The cells are much longer, have conspicously large nuclei, and tapering away at their inner ends into fine processes, which run out to the sides of the eye. The whole arrangement of these corneal-hypodermal cells — lentigen cells — is markedly bilateral, as seen

in Fig. 32". Unter diesen Zellen beschreibt er eine Schicht von Nervenfasern, und unter dieser die Retinazellschicht, auf deren Innenseite die Pigmentzellschicht folgt, welch letztere er in folgender Weise beschreibt: "This inner layer is composed of variously shaped cells containing much dark pigment, but the shapes of these cells can only be determined by maceration".

Der schwächste Punkt in der Arbeit MORGANS liegt in der Darstellung der histologischen Verhältnisse des Auges. Unter anderem hat MORGAN bei seinen Macerationen das Unglück gehabt Zellen aus verschiedenen Zellschichten mit einander vermengt zu haben. Was u. a. daraus hervorgeht, dass MORGAN mehrere Übergangsformen zwischen Pigmentzellen und Retinazellen zu finden geglaubt hat, und der Meinung gewesen ist, dass die Pigmentzellen mit Nervenfasern zusammenhangen, was der Verf. auch abgebildet hat. Die Abbildungen sind in der Regel, wie dies auch SOKOLOW hervorgehoben hat, keineswegs auf derselben Höhe wie der Text.

MORGAN beschreibt die Augen bei Larven von Tanystulum, und meint, dass die Augen sich hier durch eine Einstülpung von Ektodermzellen in der Weise entwickeln, dass die Augenblase dorsal von der Einstülpungsstelle und dicht am Ektoderm zu liegen komme. In diesem also dreischichtigen Gebilde bilden die Zellen der äusseren Schicht die von MORGAN als einheitlich aufgefasste Linse; die der Matrixzellen der Linse zunächst liegende Schicht wird zur Retina und die innerste zur Pigmentschicht.

MORGAN kommt schliesslich zu dem Resultat, dass das Pantopodenauge ein dreischichtiges, invertiertes Auge sei, das sein nächstes Seitenstück unter den Arachnoiden finde. Doch soll das Pantopodenauge Spuren von Rückbildung zeigen und dem Stadium in der Entwicklung des Arachnoidenauges entsprechen, wo die Inversion der Retina stattgefunden hat, und die bei den Arachnoiden darauf folgende Reversion soll sekundär sein.

MEISENHEIMER (1902) will im Hinweis auf das "Medianauge der Protonymphonlarve" und ihrer Ähnlichkeit mit dem Naupliusauge, geltend machen, dass die von MORGAN gefundene Ähnlichkeit zwischen Pantopoden und Arachnoiden in bezug auf die Augen nur als eine scheinbare anzusehen sei. MEISENHEIMER sagt darüber: "Wir werden hierdurch zu einer näheren Besprechung des Medianauges selbst übergeleitet. Vergleichen wir zunächst die paarigen Pigmentbecher des dreitheiligen Naupliusauges mit den beiden Augenbechern der Protonymphonlarve, so ergiebt sich ohne Weiteres eine sehr bedeutende Uebereinstimmung ihres morphologischen Aufbaues, wobei wir von den feinsten Details des lichtaufnehmenden Apparates absehen. Hier wie dort (vgl. Textfig. 12 und meine Fig. 21 u. 22 auf Taf. XIV) findet sich am Grunde des Augenbechers eine nur wenige Kerne enthaltende Pigmentschale, in sie ein-

gelagert sind beim Nauplius zahlreiche Retinazellen, bei der Protonymphonlarve zwei, umschlossen wird das Ganze nach aussen hin von einer einfachen Zellenlage, die nach Claus aus Bindegewebselementen sich zusammensetzt, die mir aber mit der Bildungsgeschichte des Auges in Zusammenhang zu stehen scheint und sich wohl als ektodermales Gebilde herausstellen dürfte. Nun ist aber das Naupliusauge dreitheilig, es scheint also zunächst hier ein wichtiger Unterschied gegenüber den Pantopoden vorhanden zu sein, jedoch nur scheinbar. Pedaschenko nimmt für Lernaea an, dass der unpaare, ventrale Theil des Medianauges, der sich gegenüber den seitlichen Theilen als eine kompliciertere Bildung darstellt, aus der Verschmelzung zweier selbständiger Augenbecher hervorgegangen sei, und damit ist wieder die vollständige Uebereinstimmung beider Larvenformen gewonnen, denn auch bei der Protonymphonlarve tritt später noch ein zweites, genau gleich gebautes Augenpaar neben dem ersten auf. Das Medianauge beider Larvenformen würde also sowohl in seiner Zusammensetzung wie auch seinem inneren Bau nach eine vollständig gleiche Ausbildung aufweisen."

Auf diese Beschreibung Meisenheimers werde ich später bei der Begründung der Verwandtschaftsverhältnisse der Pantopoden Gelegenheit finden zurückzukommen. Hier kann es genügen zu bemerken, dass meine Beschreibung des Pantopodenauges sich auf das Auge von Imagines bezieht.

Dogiel (1911) hat auch die Augen einiger Pantopodenlarven studiert und über die Entwicklung der Augen in ihrem gegenseitigen Verhältnis geschrieben: "Zweitens habe ich mich bei Chaetonymphon spinosum ganz unbedingt davon überzeugen können, dass das zweite Augenpaar auf eine andre Weise entsteht, und zwar unabhängig von dem ersten Paare uud hinter demselben".

Dies ist kurzgefasst das Wesentlichste der Literatur über diesen Gegenstand und ich gehe nun zu meiner eigenen Untersuchung und zur Kritik der Arbeit Sokolows über, der jüngsten und eingehendsten Abhandlung auf diesem Gebiete, die u. a. in dem grossen Handbuch Langs (1914) der Beschreibung der Pantopodenaugen zu Grunde gelegt ist.

Eigene Untersuchungen.

Material und Technisches.

Die Pantopoden, an welchen meine Untersuchung hauptsächlich ausgeführt ist, sind:

Nymphon strömii Kr.

Nymphon grossipes-mixtum Kr.

Nymphon leptocheles Sars

aus Bohuslän, wo sie gesammelt und meistens in starker Flemming'scher Flüssigkeit (siehe die Einleit.) fixiert wurden. Aber auch ganz einfach in Spiritus gelegte, oder kurz vorher in Formalinspiritus konservierte Exemplare konnten recht wohl angewendet werden, obschon sie sich Konservierungsflüssigkeiten gegenüber recht launenhaft gezeigt haben.

Ausserdem habe ich, wie aus der Photographie Fig. 39, Taf. XV ersichtlich ist, einen Teil des Auges der

Decalopoda australis Eight

in Schnittserien zerlegt. Sokolow und ich haben also nur eine einzige Art, Nymphon strömii Kr., gemeinsam, was indessen, wie zur Genüge aus dem folgenden hervorgehen wird, nicht hindert, dass die Resultate meiner Beobachtungen direkt mit denen Sokolows verglichen werden können. Da es sich in meiner Arbeit in letzter Linie eigentlich nur um die grossen Hauptzüge im anatomischen Bau des Pantopodenauges handelt, denke ich, dass der Umstand, dass ich mich nicht derselben Arten, wie Sokolow, bedient habe, nicht so viel zu bedeuten hat. Scheinbar habe ich auch an meinem Material dasselbe gesehen wie Sokolow, obgleich die nähere Untersuchung ergeben hat, dass die Anatomie des Auges nicht die von Sokolow geschilderte sein kann.

Für die Ausführung der Untersuchung stellte ich Schnittserien mit 3.5, 4.5 oder 5.5 μ dicken Schnitten durch ganze Individuen, ganze Augenhügel oder (bei Decalopoda) Teile von solchen her. Die schwer in Schnittserien zu zerlegende Cuticula des Augenhügels hat mir, wie auch auf einigen der Photographien zu sehen ist, naturgemäss recht grosse Schwierigkeiten bereitet, indem viele Schnitte in den Serien übel zugerichtet wurden. Vielleicht ist diese Zersetzung bei der Färbung noch verschlimmert worden, weil ich, um eine gleichmässigere Färbung zu erhalten diese erst nach der Schnittzerlegung ausführen wollte. Indessen wurden hinreichend gelungene Schnittserien erhalten, um zu brauchbaren und recht deutlichen Bildern von der Anatomie des Auges zusammengestellt werden zu können. Zum Färben habe ich teils ausschliesslich Eisenhämatoxylin, teils Doppelfärbungen entweder mit Ehrlichs Hämatoxylin-Eosin oder Eisenhämatoxylin-Pichrofuchsin benutzt.

Lage und Stellung der Augen.

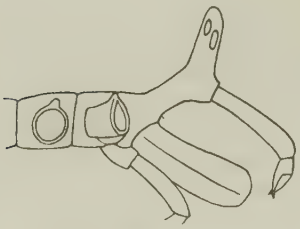
In seinem diesem entsprechenden Kapitel zieht Sokolow aus gewissen ihm bekannten Einzelheiten allzu weitgehende Schlussfolgerungen; diese Einzelheiten sollten, glaubte er, für alle Pantopoden gemeinsam sein. Gerade wenn es sich nicht um allgemeinere Fragen, sondern z. B. nur um mehr oder weniger habituelle Charaktere handelt, muss man ganz bosonders vorsichtig sein, wenn dieselben so äusserst variable Tiere, wie die Pantopoden, betreffen. Als Beispiel derartiger Variationen kann ich erwähnen, dass ich bei einer noch nicht beschriebenen antarktischen Nymphon-Art gefunden habe, dass Individuen von demselben Lokal in bezug auf Grösse und Pigmentierung der Augen so grosse Variationen zeigen, dass man vermuten könnte, dass manche Exemplare völlig blind wären, während andere sehr gut entwickelte Augen hatten. Beleuchtend für Variationen zwischen verschiedenen Individuen einer und derselben Art sind auch die Photographien (Taf. XIV, Fig. 34 und 36), welche zeigen, welch grosser Unterschied zwischen der Entwicklung der Linse bei zwei verschiedenen Individuen von Nymphon grossipes-mixtum Kr. vorkommen kann.

Wenn nun Sokolow z. B. schreibt: "Wie schon längst bekannt, liegen die vier Augen der Pantopoden auf einem besonderen Hügel, der in Form eines hervortretenden Höckers auf der dorsalen Fläche des vordersten Rumpfsegmentes steht. Die vier Augen liegen in einer Ebene, die nahezu horizontal ist, und jedes kommt je einem Quadranten zu" — so ist dies, was die horizontale Lage der Augen anbelangt, ein Verhältnis, das sehr wohl eine Menge Pantopoden charakterisieren kann, das aber durchaus nicht für alle gilt, was, um nur einige Namen zu nennen, *Anoplodactylus petiolatus* Kr. und *Pallenopsis pilosa* Hoek beweisen können (Textfig. 26 und 27).

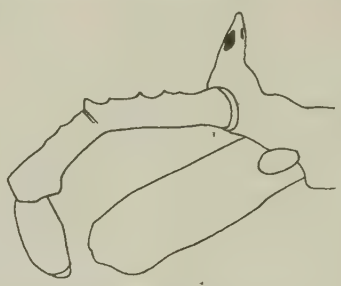
In der entsprechenden Abteilung "Lage und Stellung der Augen" in Solokows Arbeit hat dieser die Form des Augenhügels bei den Pantopoden folgendermassen zu erklären versucht: "Die Längsachse des Augenhügels steht entweder senkrecht zur Oberfläche des Segmentes (Nymphon Fig. 5, Ammothea), oder sie ist zu derselben geneigt und zwar in der Richtung nach hinten (Chaetonymphon Fig. 6, Phoxichilus). Dies ist dadurch zu erklären, dass bei den letztgenannten Arten der Körper vorn etwas geneigt ist, so dass der Augenhügel, wenn er senkrecht zur Körperfläche stünde, auch nach vorn geneigt wäre; dies hätte aber zur Folge, dass die Augenachsen nicht gleichmässig nach allen Richtungen gerichtet sein würden, sondern die der vorderen Augen mehr nach unten, die der hinteren mehr nach oben. Durch die kaudalwärts geneigte Lage des Augenhügels wird dagegen erzielt, dass seine Längsachse im Raume doch senkrecht orientiert ist und die Augenachsen ihre übliche Richtung beibehalten." Bei dem reichen Material von beschriebenen Pantopoden-

arten, das nunmehr zur Verfügung steht, ist indessen leicht nachzuweisen, dass ein derartiger Erklärungsversuch nicht befriedigend ist.

Und die Form und Richtung des Augenhügels, nebst der Stellung der Augen bei gewissen Anoplodactylusarten und Nymphonarten, *N. serratum* G. O. Sars (Textfig. 28) z. B., und, um ein Beispiel aus einer anderen Familie zu nennen, *Pseudopallene circularis* Goodsir (Textfig. 29),

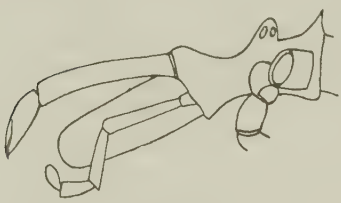


Textfig. 26.
Anoplodactylus petiolatus Kr. (Nach Sars).



Textfig. 27.
Pallenopsis pilosa Hoek (Nach Bouvier).

widerlegen sofort Sokolows Auffassung, dass die Form des Augenhügels nach der grösseren oder geringeren Neigung des Körpers in der Weise wechseln sollte, dass das Licht die Augen stets schräg von oben treffe. Dieser Erklärungsversuch Sokolows steht in engem Zusammenhang mit seiner, wie ich alsbald zeigen werde, wenigstens generell fehlerhaften Theorie von der Linse.



Textfig. 28.
Nymphon serratum G. O. Sars (Nach Sars).

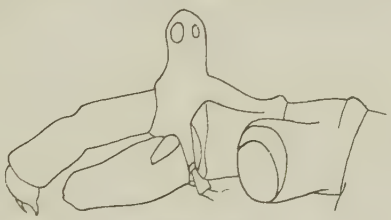
Textfig. 29.
Pseudopallene circularis Goodsir (Nach Sars).

Ich glaube, dass bei vielen Arten, wie z. B. Anoplodactylus petiolatus Kr., die Form des Augenhügels von rein biologischen Faktoren abhängig ist, die auf die Erhaltung eines gewissen Sehfeldes abzielen. Und die eigenartige Entwicklung des Augenhügels bei dieser Art scheint mir für eine solche Erklärung zu sprechen.

Sokolow hat auch einen Versuch gemacht einigermassen zu erklären, weshalb die Augen in einem Augenpaar grösser sein können, als die im zweiten Paar. Darüber schreibt er: "Dieser Umstand steht vielleicht mit der geneigten Lage des Augenhügels im Zusammenhange.

Durch die Neigung der Achse des Augenhügels nach hinten musste die vordere Fläche desselben ausgedehnt, die hintere aber zusammengezogen werden. Es ist nicht unmöglich, dass gerade aus diesen mechanischen Ursachen die vorderen Augen grösser wurden und die hinteren sich verkleinerten". Diese Erscheinung lässt sich indessen nicht so erklären, und z. B. in *Pallenopsis macronyx* Bouv. (Textfig. 30) finden wir einen Pantopoden, der einen etwas nach vorn gebeugten Augenhügel hat, bei welchem also, nach Sokolows Theorie, die vorderen Augen die kleineren sein sollten. Tatsächlich sind indessen die vorderen Augen mehr als doppelt so gross, wie die hinteren.

Wollte man versuchen einen Grund für das Verhältnis zu finden, weshalb bei mehreren Pantopodenarten, sowohl solchen mit geradem als mit geneigtem Augenhügel, mit nach vorn sowohl wie nach hinten gerichtetem, das vorderste Augenpaar die grössten und bestentwickelten Augen hat, so würde es, meines Erachtens, weit plausibler sein, anzunehmen, dass auch dies von biologischer Bedeutung ist, und dass die



Textfig. 30.
Pallenopsis macronyx Bouv. (Nach Bouvier).

vorderen Augen für diese Pantopoden eine grössere Rolle spielen, als die hinteren.

Die vielen Einzelheiten, die hier noch erwähnt werden könnten, in bezug auf Form und Stellung der Augen und des Augenhügels an den von mir anatomisch untersuchten Arten, sind schon früher so wohlbekannt, dass sie hier nicht von neuem beschrieben zu werden brauchen.

Allgemeiner Bauplan der Augen.

(Taf. XIII, Fig. 30; Taf. XIV, Fig. 38, 40.)

Auch hier weichen meine und Sokolows Beobachtungen von einander ab, und ich fasse fast alle die Zellagen oder Schichten, aus welchen das Auge zusammengesetzt ist, in anderer Weise auf. Der unter der Linse gelegene Teil der Hypodermis, dem von Solokow nur eine linsenbildende Funktion zugeschrieben wird, ist nach meinem Dafürhalten als ein Glaskörper anzusehen. Auf diesen folgt die Retina, deren Zellen sich nicht, wie Sokolow behauptet, mit den Nervenfasern des Opticus

in ihren Spitzen, sondern statt dessen an den mehr basalen Teilen der Zellen verbinden. Auf die Retina folgt das sog. Tapetum, das, wie ich feststellen konnte, aus den basalen Zellteilen der inneren Hypodermiszellschicht (siehe weiterhin unter "Die Hypodermis") gebildet ist. Darauf folgt schliesslich die Pigmentzellschicht, die von vollständig anderem Aussehen ist, als Sokolow sie sich vorgestellt hatte, und weit entfernt das Tapetum zu bilden, ist sie statt dessen von der vorhergehenden Zellschicht durch die Basalmembran derselben getrennt.

Die Linse.

Wie dies schon von Sokolow beschrieben worden ist, hat die Linse, von aussen betrachtet, einen ovalen Umriss; die lange Achse des Ovals ist dorsoventral gerichtet.

Sokolow hat an der Linse einen oberen bikonvexen Teil, der an der Innenseite keine Längsrinne (= Linsenrinne = Linsenfurche) hat, und einen unteren Teil, der eine schwächer verdickte Cuticula, aber eine gut entwickelte Längsrinne besitzt, unterschieden. Sokolow kritisiert Dohrn und behauptet, dass dieser nicht ganz recht hatte, wenn er meinte, dass die Wand des Augenhügels "rund um den Augenhügel in derselben Krümmung verläuft" und "an den Stellen der Linsenverdickung nicht konvexer ist", denn Sokolow betont, "eine stärkere äussere Vorwölbung der Cuticula an der Stelle der Linse ist immer wahrzunehmen". Ferner kritisiert Sokolow dieselbe Arbeit und schreibt: "Dohrn hat die Verhältnisse mehr oder weniger richtig verstanden, nur scheint er die Rinne über den ganzen Verlauf der Linse, nicht allein über ihre untere Hälfte sich erstrecken zu lassen".

Sokolow hat keine bestimmte Erklärung über die Linse als lichtbrechenden Apparat zur Hand, hält aber für wahrscheinlich, dass nur der obere, bikonvexe Teil als eigentliche Linse funktioniere. Für eine solche Annahme spricht, nach Sokolow, in erster Linie die Ausbildung des oberen Linsenteiles und dann die Anordnung der Retinazellen, "von denen die der unteren Augenhälfte immer nach oben, gegen den verdickten Teil der Linse gerichtet sind".

Sokolow hat auch die Schichtung der Linse beobachtet und abgebildet.

Dies ist das Wesentlichste über die Linse in Sokolows Arbeit und Sokolow sagt von seiner Schilderung: "Der eben geschilderte Bau der Linse scheint bei den Pantopoden eine feste Regel zu sein, wenigstens habe ich ihn bei allen untersuchten Arten vorgefunden. Nur selten ist die Linse schwach entwickelt."

Ich habe an den von mir untersuchten Arten konstatiert, dass auch sie in der Hauptsache dieselbe ovale Linsenform haben, wie die welche Sokolow beschreibt, auch stimmt die Orientierung der Retinazellen unge-

fähr mit dem überein, was er beobachtet hat. Aber auch mir lagen wie Dohrn Arten vor, wo die oben erwähnte dorsoventrale Längsrinne an der Innenseite der Linse an der ganzen Linse entlang läuft und demnach auch durch die oberste, am stärksten entwickelte Partie derselben. Dies beweist, dass es nicht ein für alle Pantopodenaugen charakteristisches Merkmal ist, dass die Linse einen oberen bikonvexen Teil ohne Linsenrinne und einen unteren Teil mit Linsenrinne haben sollte.

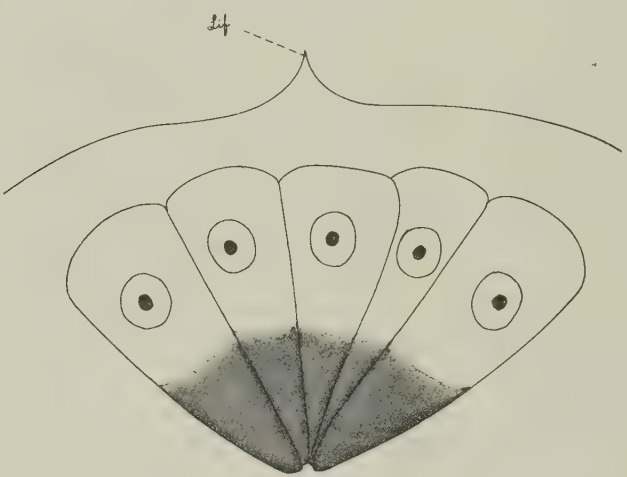
Auch habe ich, ebenso wie Dohrn, aber im Gegensatz zu Sokolow (an mehreren Ex. sowohl von Nymphon strömii Kr. und N. grossipesmixtum Kr.) gefunden, dass die Linse nicht immer irgendwelche Vorwölbung der Cuticula des Augenhügels nach aussen hervorzurufen braucht. Dass die Linse nach aussen durchaus nicht, oder nicht so markant konvexer ist als der sie umgebende Teil der Cuticula des Augenhügels, beruht wohl zum grossen Teil darauf, dass sie bei diesen Arten, schon dank der Wölbung des Augenhügels, eine hinreichend konvexe Aussenseite erhalten hat. Dies, wie auch die Entwicklung der einzelnen Teile des Auges im übrigen, variiert indessen innerhalb einer und derselben Art. Die Längsrinne an der Innenseite der Linse wechselt an Tiefe und Breite teils bei verschiedenen Arten, teils bei verschiedenen Individuen derselben Art und endlich auch etwas in den einzelnen Teilen der Linse, indem sie nach oben und nach unten allmählich aufhört. Zuweilen kann sie so tief sein, wie ich dies z. B. an Exemplaren von N. grossipesmixtum Kr. gesehen habe (Taf. XIV, Fig. 36), dass von der Cuticulaschicht, ausserhalb des engsten, tiefsten Teiles der Rinne, nur eine einzige Schicht sie zu hindern scheint sich nach aussen zu öffnen, mitunter wiederum kann sie recht flach sein. Ist die Rinne tief, oder ist sie breit, so kann die Linse auf Querschnitten aussehen, als ob sie aus zwei gleichen Teilen bestände und es ist in solchen Fällen eine Sache des Geschmackes, ob man das Auge als mit einer oder mit zwei Linsen versehen ansehen will. Aber in vielen Fällen macht es den Eindruck als wäre es eine einzige Linsenverdickung, die an ihrer Innenseite entlang eine Rinne hat, und so dürfte es auch am richtigsten zu deuten sein, auch für solche Fälle, wo diese Rinne breit oder tief ist, denn die Retinazellen sind unabhängig von dem bilateralen Bau der Innenseite der Linse orientiert, und die Spitzen der Retinazellen sind gegen die Mittellinie des Augeninneren neben einander gesammelt, ihre Basen aber breiten sich regelmässig, fächerförmig nach auswärts aus (siehe Textfig. 31 und Taf. XV, Fig. 40—X).

Die Hypodermis.

Die Hypodermiszellen und ihr Verhältnis zu einander und zu den übrigen Teilen des Auges sind von ganz besonders grossem Interesse, worüber mehr weiter unten.

Eine gelungene Querschnittserie durch einen entpigmentierten Augenhügel von N. grossipes-mixtum Kr. hat mir nicht nur ein sehr deutliches Bild von den Membranen des Auges gewährt, sondern mir auch gestattet, die Hypodermis zu verfolgen und zu konstatieren, was zu derselben gehört und in welchem Masse man annehmen kann, dass sie bei der Bildung des dioptrischen Apparats und der Membrane des Auges mitwirkt.

Sokolow meint, dass die Hypodermis bei den Pantopoden nur die Aufgabe habe die Linse zu bilden, dass aber keine Rede davon sein könne, dass sie eine Art Glaskörper bilde, der mit demjenigen der Arachnoiden verglichen werden könnte. Die Hypodermiszellen unter der Linse hat er meistens nicht von den anderen, gewöhnlichen Hypodermiszellen des



Textfig. 31.

N. leptocheles Sars. Querschnitt durch ein Seitenauge, die Orientierung der Retinazellen im Verhältnis zur Innenseite der Linse zeigend. Die Schattierung an den Spitzen der Retinazellen bezeichnet die Stäbchengebilde. *Lif* — Linsfurche.

Augenhügels abweichend gefunden, mit einziger Ausnahme von Pycnogonum litorale, wo sie stark entwickelt waren. Ebenso wie Morgan hat auch Sokolow die Anordnung der an der Peripherie der Linse liegenden Hypodermiszellen beobachtet, aber die Konsequenzen aus dieser Kenntnis nicht richtig gezogen, wenigstens was z. B. die präretinale Membran anbelangt, von welcher er nicht erwähnt, dass sie in irgend einer Weise eine Öffnung unter der Linsenrinne habe. Die in der eigentlichen Linsenrinne befestigten Hypodermiszellen hat er ganz verkehrt aufgefasst und sie der Pigmentzellschicht zugeschrieben.

Nach folgendem Zitat aus Sokolows Arbeit kann leicht ein Vergleich zwischen seinen und meinen Befunden gezogen werden.

Sokolow schreibt: "Bei den Arachnoiden sind die lentigenen Hypodermiszellen stark verändert. Ihr Plasma ist nur auf die Seitenwände und die Basis beschränkt, die ganze übrige Zelle dagegen von einem Secret ausgefüllt. Der Kern liegt im basalen Teil der Zelle. Infolge dieser Umgestaltung haben nun die Zellen stärkeres Lichtbrechungsvermögen erlangt und bilden alle insgesamt den sogenannten Glaskörper. Nichts dergleichen findet man bei den Pantopoden. Das Plasma ihrer Hypodermiszellen bleibt überall unverändert und ebenso behalten die Kerne ihre gewöhnliche Lage in der Mitte (Fig. 11) oder im distalen Ende der Zelle (Fig. 12). Deswegen ist schwerlich anzunehmen, dass die Hypodermiszellen in den Augen der Pantopoden irgendeine bedeutende Rolle beim Durchtritt des Lichts zum rezipierenden Teil spielen.

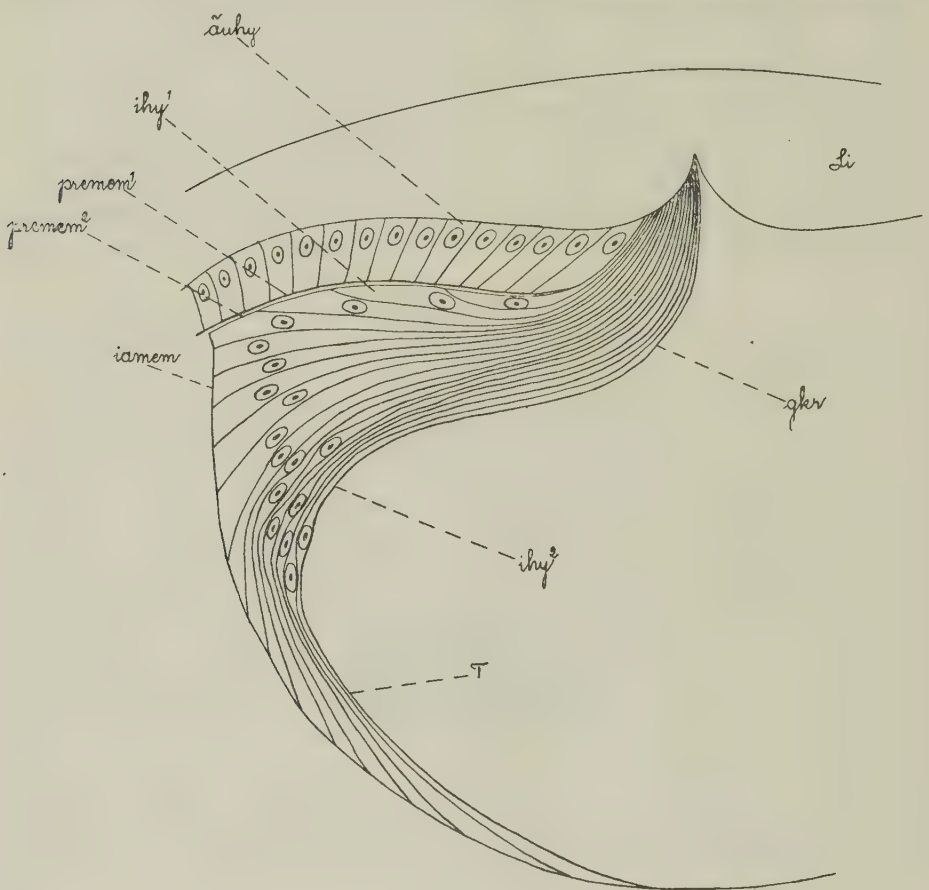
Da, wie wir nun wissen, die Pigmentzellen an die Linsenrinne angeheftet sind, so können die Hypodermiszellen nicht eine kontinuierlich zusammenhängende Schicht bilden, sondern werden in der Region der Rinne durch die distalen Pigmentzellenenden von einander geschieden.

Die präretinale Membran, wenn man sie hier überhaupt so nennen könnte, ist eine einfache Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis. Sie unterscheidet sich in keiner Beziehung von dieser und war immer nachzuweisen. Mir ist deswegen eine Auseinandersetzung Morgans nicht ganz verständlich. An einer Stelle, wo die Rede von den lentigenen Hypodermiszellen ist, bemerkt er nämlich: 'The cells are much longer, have conspicuosly large nuclei, and tapering away at their inner ends into fine processes which run out to the two sides of the eye' (S. 51). Sind damit nicht die Pigmentzellen (s. weiter unten), deren grössere Kerne und Disposition ungefähr mit dieser Beschreibung übereinstimmt, gemeint?"

Hierauf gehe ich zu meinen eigenen Beobachtungen über. Ich beschreibe die Verhältnisse so, wie ich sie bei N. grossipes-mixtum (Textfig. 32) sehr deutlich gesehen habe, und bemerke, dass ich an den übrigen Arten in der Hauptsache genau dasselbe wahrgenommen habe, obwohl die Einzelheiten variieren können.

Die Hypodermiszellen des Augenhügels enthalten an den von mir untersuchten Arten stets mehr oder weniger Pigment (Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 47), das vielleicht in der Nähe der Linsen der Augen etwas reichlicher, aber hier niemals so dicht angehäuft ist, dass man überhaupt von einem "irisartigen" Ring hätte sprechen können. Unter der Peripherie der Linse nehmen die Hypodermiszellen bald eine etwas andere Form an, indem sie allmählich höher werden, um bei der Linsenrinne allmählich noch mehr an Höhe zuzunehmen. Gleichzeitig erfolgt auch eine Veränderung in der Richtung der Längsachse der Zellen, denn die proximalen Zellteile reichen nicht ebenso weit unter die Mitte der Linse hinein, wie die distalen, und die

Zellen erhalten eine immer schrägere Stellung, je näher der Linsenrinne sie gelegen sind. Die auf der einen Seite der Linse befindlichen distalen Enden dieser eben beschriebenen Hypodermiszellen (*äuhy,* Textfig. 32, 38; Taf. XIV, Fig. 36) liegen relativ nahe den distalen Enden der



Textfig. 32.
Nymphon grossipes-mixtum Kr. Querschnitt durch ein Seitenauge, die verschiedenen Hypodermiszellen zeigend. *Li* — Linse; *äuhy* — die äusseren Hypodermiszellen, die den grösseren Teil der Linse absondern, und deren Basalmembran die äussere Lamelle der präretinalen Membran — *premem*¹ — bildet; *ihy*¹ — die inneren Hypodermiszellen, deren Basalmembran die innere Lamelle der präretinalen Membran — *premem*² — bildet; *ihy*² — die beiden tapetum- und glaskörperbildenden inneren Hypodermiszellen, deren Basalmembran die innere Augenmembran — *iamem* — ist; *gkr* — Glaskörper; *T* — Tapetum.

entsprechenden Zellen, auf der anderen Seite der Linse, während die Proximalteile weit von einander divergieren. Die Zellkerne nehmen ein wenig an Grösse zu und zwar je näher der Linsenfurche sie gelegen sind, wo sie natürlich dieselbe schräge Stellung annehmen, wie die Zellen. In den eben erwähnten Zellen liegen die Kerne in den distalen Zell-

teilen, die breiter und an Protoplasma reicher sind, als die proximalen (= basalen) Zellteile. Die Basen der Zellen sondern eine Basalmembran, die äussere Lamelle der präretinalen Membran, ab, die sich von beiden Seiten des Auges so weit nach der Mitte des Auges hinein erstreckt, dass nur etwa das mittlere Drittel des Auges von derselben frei ist. Diese präretinale Membranlamelle ist eine direkte Fortsetzung der Basalmembran der ringsum die Augen befindlichen Hypodermiszellen des Augenhügels. Die präretinale Membran hat also in der Mitte eine Öffnung (Textfig. 32, 38).

Die auf die oben erwähnten zunächst folgenden, inneren Hypodermiszellen (*ihy*^{1}, Textfig. 32, 33, 38), deren distale Enden sich aussen an den Seiten der Linsenrinne befinden, zeigen einen Übergang zwischen den eben beschriebenen und den folgenden Hypodermiszellen. Zur Bezeichnung *ihy*^{1} und *ihy*^{2} vgl. die Erklärung unter Textfig. 32. Die Kerne sind etwas grösser und liegen der Mitte der Zellen und schliesslich ihren Basen immer näher, und die Basen sind nach aussen zurückgebogen und mehrfach breiter, als die distalen Enden. Es erfolgt also hier eine Umbiegung der inneren Ränder der präretinalen Membran, und die Membran wird dadurch doppelt.

Die innersten, höchsten Hypodermiszellen (*ihy*^{2}, Textfig. 32, 33, 38; Taf. XIII, Fig. 30; Taf. XV, Fig. 38 — *hyi*), deren distale Enden sich in den innersten Teilen der Linsenrinne befinden, biegen sich proximalwärts um den inneren Teil des Auges herum und bilden so eine Schicht ringsum die Seiten und den Boden der Retina (d. h. der Partie, die durch die Stäbchen gebildet wird). Nach aussen sondert diese Hypodermiszellschicht eine Basalmembran, die innere Augenmembran, ab, die, wie aus dem vorhergehenden hervorgeht, eine Fortsetzung der inneren Lamelle der präretinalen Membran bildet, welche ihrerseits eine direkte Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis ist. Die Kerne der ersten dieser Zellen liegen nahe den basalen Teilen, um sich bei den folgenden Zellen der Zellmitte immer mehr zu nähern; denn sämtliche der fraglichen Hypodermiszellen haben ihre Zellkerne so angeordnet, dass dieselben einen Seitengürtel ringsum die Retina bilden, während vor und hinter der Retina keine Kerne liegen (Textfig. 32; Taf. XV, Fig. 38). Die basalen Teile der Zellen sind annähernd dreieckig und mehrfach breiter als die distalen, fadenförmigen Teile. Die vor der Retina liegenden, kernlosen distalen Zellteile (Taf. XIV, Fig. 36) sind nach meiner Ansicht ein wesentlicher Teil des lichtbrechenden Apparates des Auges und bilden den Glaskörper (*gkr*, Textfig. 32, 38; Taf. XV, Fig. 38, *Glkr*). Die hinteren, gleichfalls kernlosen, proximalen Zellteile bilden die sogenannte Tapetumschicht (*T*, Textfig. 32, 38; Taf. XV, Fig. 39; Taf. XVI, Fig. 46). Die Funktion des Glaskörpers ist vielleicht darin zu suchen, dass derselbe die beiden Linsenhälften zu einem einheitlichen lichtbrechenden Apparat vereinigt, und dadurch die Wirkung der zweigeteilten Form der Linse aufhebt oder ihr wenigstens entgegenwirkt.

Meine Auffassung basiert hierbei auf der von der Zweiteilung der Linse anscheinend ganz unabhängigen Orientierung der Retinazellen.

Die Linsenrinne scheint mir dadurch hervorgerufen zu sein, dass die Hypodermiszellen mit schmäler werdenden Distalenden nicht dieselbe cuticulaerzeugende Fähigkeit besitzen, wie die dickeren Zellen der Hypodermis.

Die Retina.

Über die Retina habe ich nur wenig zu dem, was Sokolow u. a. schon berichtet haben hinzuzufügen und nichts über die feinsten Zellstrukturen, welche hier für meine Aufgabe von keiner Bedeutung gewesen sind. Es dürfte am richtigsten sein, die Retinazellen dorsoventral abgeplattet zu nennen, anstatt sie als polygonal zu bezeichnen. Dies ergibt sich, wenn man Figuren von Querschnitten mit denjenigen von Längsschnitten vergleicht (Taf. XIII, Fig. 30; Taf. XIV, Fig. 40 und Fig. 37, 39).

Sokolow berichtet über Form und Lage der Retinazellen im Verhältnis zu einander und zum ganzen Auge. Er meint, dass man die Retina in drei Schichten aufteilen könne; die innerste, die durch die Stäbchen gebildet werde, die mittlere, wo die Zellkerne liegen, und die distale, zum dioptrischen Apparat gehörende Vacuolenschicht. Ein berechtigter Grund zu einer solchen Aufteilung ist oft scheinbar vorhanden, auch an manchen der Arten, welche ich untersucht habe, aber bei anderen derselben kann man überhaupt nicht von einer Vacuolenschicht reden. Sokolow hält die Vacuolenschicht für konstant und schreibt darüber und über ihre Bedeutung: "Da ich die Vacuole bei den meisten Pantopodenarten gefunden habe, so mag der Zweifel Morgans, ob es vielleicht Kunstprodukte wären, gänzlich zerstreut erscheinen und die Vacuolenschicht muss somit als ein charakteristischer Bestandteil des Pantopodenauges angesehen werden.

Die konstante Vacuolenschicht muss natürlich irgend eine wichtige Bedeutung haben. Der Wahrheit am nächsten scheint mir folgende Deutung zu sein. Wenn man bedenkt, dass ein echter, d. h. aus der Hypodermis hervorgegangener Glaskörper — ein sonst wichtiger dioptrischer Teil des Sehapparates — den Pantopoden vollkommen fehlt, denn die Hypodermiszellen unter der Linse sind fast gar nicht umgestaltet, so liegt die Vermutung nahe, dass die ganze Vacuolenschicht solch einen Glaskörper gewissermassen ersetzt und zusammen mit der Linse die Funktion des dioptrischen Apparates übernommen hat."

Da ich indessen einen von Hypodermiszellen gebildeten Glaskörper, aber nicht immer Vacuolen in den distalen Teilen der Retinazellen gefunden habe, so muss ich die Richtigkeit der Deutung Sokolows von der

sog. Vacuolenschicht der Retinazellen bezweifeln. Die Vacuolenschicht ist sicherlich, wie schon Morgan vermutete, nur ein Kunstprodukt, wie es bei der Fixierung leicht entsteht. Auch habe ich an bei verschiedenen Gelegenheiten fixierten und in etwas verschiedener Weise behandelten Exemplaren von Nymphon grossipes-mixtum gefunden, dass die Retinazellen die bewussten Vacuolen haben oder dass ihnen diese völlig fehlen können, obgleich die Augen sich im übrigen in den verschiedenen Fällen als gleich gut ausgebildet erwiesen. Dass bei der Fixierung gewöhnlich in den grossen Retinazellen Vacuolenbildungen entstehen, beruht vermutlich auf der Schwierigkeit für die Fixierungsflüssigkeit die Augen rasch genug zu durchdringen.

Sokolow beschreibt sehr ausführlich die "Stäbchengebilde" (Alveolarsäume + Cuticularsäume) der Retinazellen und das Gitterwerk, das ein Querschnitt durch die Stäbchenschicht aufweist, und das auch auf meinen Photographien Taf. XIV, Fig. 33, 35; Taf. XVI, Fig. 46, 47 zu sehen ist.

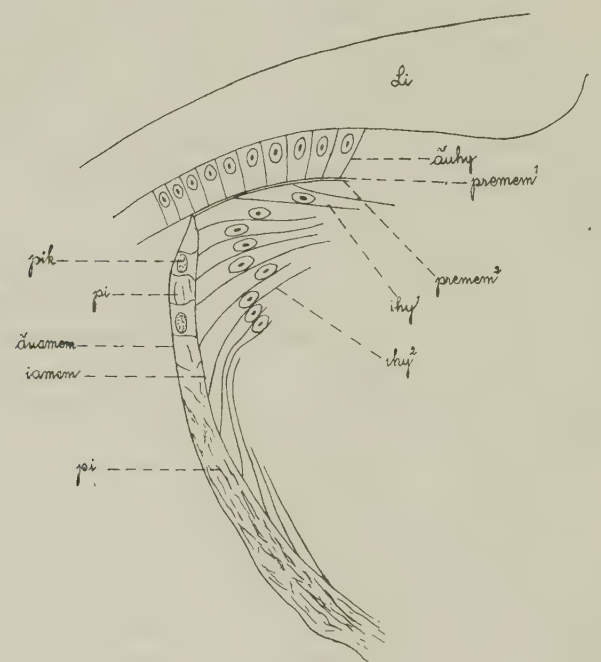
Sokolow meint, dass die Retinazellen eine weniger regelmässige Anordnung haben, als z. B. die Retinazellen der Arachnoiden. Dem kann ich nicht beipflichten, und meine Photographien (siehe Taf. XIV, Fig. 34; Taf. XV, Fig. 37, 39, 40) zeigen, dass eine völlig regelmässige Anordnung derselben vorhanden ist, was auf zweckmässig geführten Schnitten leicht konstatiert werden kann.

Die Pigmentzellschicht.

Sokolow schreibt: "Von einer Pigmentschicht sprechen alle Autoren, welche sich mit den Pantopodenaugen beschäftigt haben, aber keiner von ihnen hat eine deutliche Vorstellung ihres Baues erlangt". Dies trifft freilich zu, aber obschon Sokolow weit mehr vom Pantopodenauge beobachtet hat, als frühere Forscher, so hat doch auch er sich hier geirrt und die glaskörper- und tapetumbildenden Hypodermiszellen mit den Pigmentzellen verwechselt, und ebensowenig wie einem seiner Vorgänger ist es Sokolow gelungen über die wirkliche Pigmentschicht ins klare zu kommen. Was Sokolow als die Pigmentzellschicht beschreibt und als eine einzige Zellschicht auffasst besteht indessen sowohl aus den ebenerwähnten Hypodermiszellen als auch den Pigmentzellen. Diese hielt Sokolow für die kernfreien basalen Teile der Pigmentzellschicht (Sokolow), die einzigen Pigment enthaltenden Teile der Zellschicht. Wäre es Sokolow gelungen gute Schnitte durch völlig entpigmentierte Augen zu erhalten, so hätte er sicher die innere Augenmembran wahrnehmen können, in welchem Falle er alsbald eingesehen haben würde, dass diese seine Auffassung von der Pigmentschicht falsch sein musste.

Dass Sokolow die Kerne der Pigmentzellen nicht wahrgenommen und daher Morgans Beobachtungen betreffs derselben bezweifelt hat, ist nicht zu verwundern, da diese Kerne seltener sind und vermutlich zum Teil degeneriert waren. Die von Sokolow beschriebenen und auch von mir gesehenen pigmentfreien Flecke in der Pigmentschicht dürften möglicherweise Stellen derartiger degenerierter Pigmentzellkerne markieren können. Morgan hat Pigmentzellkerne undeutlich abgebildet.

Wie ist nun diese strittige Pigmentschicht aufzufassen?



Textfig. 33.
Nymphon grossipes-mixtum Kr. Querschnitt durch ein Seitenauge, den vorderen Teil der Pigmentschicht zeigend. *pi* — Pigmentschicht; *pik* — Pigmentzellkern; *äuamem* — äussere Augenmembran. Die übrigen Bezeichnungen wie in der vorhergehenden Textfigur.

Offenbar ist es von Anfang eine einzige einfache Zellschicht gewesen, welche den ganzen inneren Teil des Auges bis zur Hypodermis hinauf umgeben hat. Auf Schnitten durch entpigmentierte Augen kann man in den der Hypodermis zunächst befindlichen Teilen (Taf. XV, Fig. 38) die zelluläre Struktur noch ganz deutlich sehen, aber die Zellgrenzen verschwinden bald vollständig und die ganze Schicht bildet ein faseriges Syncytium mit zerstreuten Kernen, die, im Gegensatz zu den übrigen im Auge vorkommenden Kernen, keinen deutlichen Nucleolus haben (Textfig. 33).

Wie bereits durch Hoek bekannt ist, ist das Auge nach innen durch eine Membran begrenzt. Diese Membran ist sehr deutlich und in den

der Hypodermis zunächst liegenden Teilen glatt, wird aber weiter nach innen unregelmässiger, um beim "Raphe" (Morgan) ganz unregelmässig zu werden, weil das pigmentierte Syncytium hier zum Teil längs den durchbrechenden Opticusästen hinunter gepresst worden ist (*äuamem* — Taf. XV, Fig. 38, 39; Textfig. 33). Diese Membran, welche ich die äussere Augenmembran (= die innere Augenmembran früherer Verfasser) nenne, weil sie die äussere Begrenzung des Auges nach innen bildet, ist offenbar die Basalmembran der Pigmentzellen.

An Schnitten durch gut entpigmentierte Augen kann man die äussere und die innere Augenmembran deutlich unterscheiden, was auch aus meinen Mikrophotographien ersichtlich ist. An nicht gründlich, oder überhaupt nicht entpigmentierten Augen sieht es indessen aus, als ob die der Retina zugekehrte Seite der Pigmentzellschicht sich direkt in die langen, tapetumbildenden Zellausläufer fortsetzte. Auf solchem Wege ist wohl Sokolows irrtümliche Auffassung von dieser Zellschicht entstanden.

Die "seitlichen Sinnesorgane" (Dohrn).

Dohrn (1881) entdeckte, dass sich auf jeder Seite des Augenhügels, mitten zwischen den beiden Augen, ein Organ befinde, von welchem er vermutete, dass man möglicherweise an eine Art Gehörorgan denken könnte. Dohrn glaubte nämlich zu sehen, dass ein Nerv vom Supraoesophagealganglion in dieses Organ einmünde und dass die Cuticula ausserhalb des Organs verdünnt und "wie eine Art Trommelfell" ausgespannt sei. Dohrn meinte, es könne sich nicht um eine Drüse handeln, weil jeglicher Ausführungsgang fehle.

Hoek (1881) und Morgan (1891) haben das fragliche Gebilde nicht beobachtet, obgleich sie ja beide die Augen studiert haben.

Loman (1907) stellt die Hypothese auf, es sei ein Exkretionsorgan, das einen Stoff absondere, der das Festsetzen fremder Organismen an den Augen verhindern sollte.

Dogiel (1913) vermutet, es sei denkbar, dass diese Organe den Ventralorganen des Ganglions des ersten Extremitätenpaares entsprechen.

Sokolow hat die Organe an sämtlichen von ihm untersuchten Pantopoden mit Ausnahme von Pycnogonum litorale beobachtet. Er findet, dass ihr Äusseres mit Dohrns Beschreibung übereinstimme, und schildert sie folgendermassen: "An Längsschnitten durch ein Organ sieht man eine Masse von Zellen, welche eine starke Ausbuchtung in der Cuticula von innen ausfüllen (Fig. 33). Die Zellen sind stark vacuolisiert und gehen an der Peripherie in die Hypodermis über. Einen Nervenzutritt, wie ihn Dohrn beschreibt, konnte ich nicht finden.

Die Rolle dieser Organe bleibt mir, ebenso wie Dohrn, rätselhaft.

Wahrscheinlich haben wir es hier mit modifizierten Hautdrüsen zu tun, worauf hauptsächlich der vacuoläre Bau der Zellen hinweist. Der Mangel eines Ausführungsganges stellt dieser Erklärung jedoch gewisse Hindernisse in den Weg. Dass sie aber die Bedeutung von Ganglien haben lässt sich wohl schwerlich annehmen. Loman nennt sie "Sinneswerkzeuge" oder "Drüsen"."

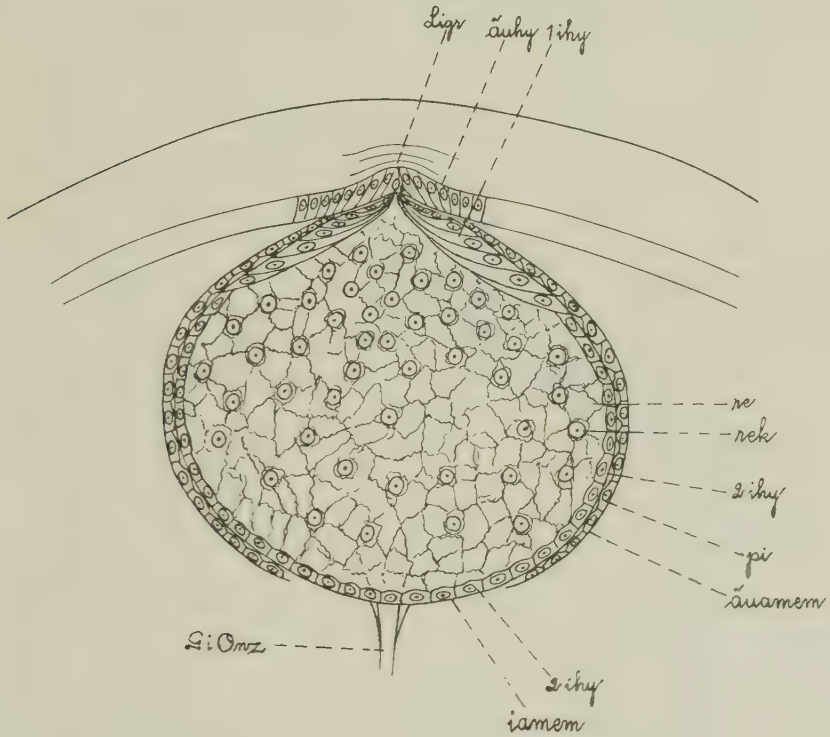
Nach vielen misslungenen Versuchen erhielt ich schliesslich eine recht gute Querschnitt- und eine Sagittalschnittserie durch das vorerwähnte Organ. Und, wenn auch die Zellgewebe hier am höchsten Gipfel des Augenhügels nicht ganz so gut fixiert sind, wie die basaleren Teile derselben, zeigen diese Schnittserien gleichwohl unzweideutig, was dieses Organ eigentlich ist. Es ist nämlich ein mehr oder weniger rudimentäres Auge, offenbar ursprünglich vom selben Bau, wie die zuvor bekannten.

Auf den ersten Blick würde man wohl kaum glauben, dass das Organ sich nach einer eingehenden Untersuchung als ein Auge ausweisen würde. Was mich veranlasste zu vermuten, dass es ein solches sei, waren zunächst die Querschnitte und folgende von Hoek (1881) gegebene, kurze Beschreibung der Seitenaugen von Boreonymphon robustum, welche rudimentär sind: "As to the structure of those eyes which may be called rudimentary, they often have a distinct lens — a rounded spot marked by its brightness; they are quite destitute of pigment, and, as I learned from a section of the oculiferous tubercle of Nymphon robustum, Bell, the small eye has no retina, and is filled up with a mass of detached connactive tissue".

Da auch die Hypodermiszellen am Gipfel des Augenhügels Pigment enthalten (Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 46, 47), machte ich, um deutliche anatomische Bilder zu erhalten, eine Schnittserie durch einen entpigmentierten Augenhügel von Nymphon grossipes-mixtum Kr. Die Dicke der Schnitte beträgt 4,5 μ.

Es stellte sich hierbei heraus, dass das von Dohrn entdeckte "Seitensinnesorgan" aus einer nahezu runden Zellblase bestand (Textfig. 34; Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 41—44; Taf. XVI, Fig. 46, 47), die im innern von grösseren, stark vacuolisierten Zellen mit grossen runden, einen deutlichen Nucleolus bergenden Kernen ausgefüllt war. Dieser Zellhaufen war ganz von einer Zellschicht umgeben, bestehend aus etwas abgeplatteten Zellen von typisch epithelialem Charakter, die nach aussen eine Membran abgesondert hatten, welche ausgenommen an dem der Mitte des Augenhügels zugekehrten Teil deutlich war. Ausserhalb dieser Zellschicht wiederum befand sich noch eine, die auf ungefähr zwei Dritteln der Peripherie die vorhergehende umgab, aber auf dem übrigen, der Mitte des Augenhügels zugekehrten Drittel völlig aufgelöst zu sein schien. Die Zellen dieser zweiten Zellschicht hatten dasselbe Aussehen, wie die oben erwähnten und sonderten, ebenso wie jene, nach aussen eine Membran ab.

Auf ein paar anderen Schnitten fand ich (siehe Taf. XV, Fig. 41, 42 und Textfig. 35), dass diese Zellblase mit der Hypodermis in intimer Verbindung stand. An diesen Schnitten gelang es mir denn auch zu konstatieren, dass das "Seitensinnesorgan" ein Auge ist, denn hier waren, obwohl in anderem Massstab und anderer Entwicklung, genau dieselben Verhältnisse wiederzufinden, wie in den zuvor bekannten Augen.

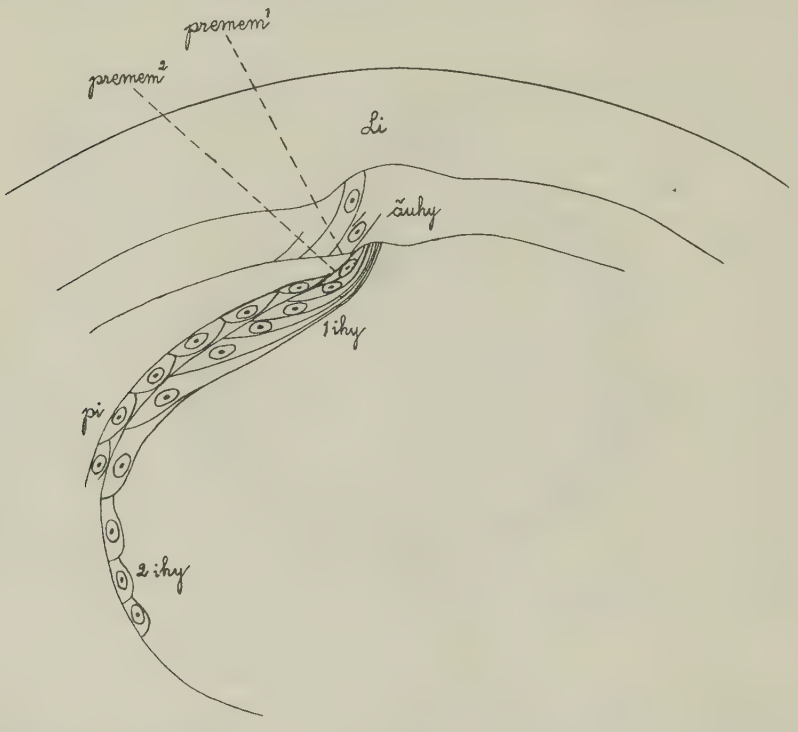


Textfig. 34.

N. grossipes-mixtum. Nahezu medianer Schnitt durch ein Gipfelauge; Übersichtsbild. *Ligr* — Linsengrube; *äuhy* — äussere Hypodermiszellen; *1 ihy* — glaskörperbildende innere Hypodermiszellen; *2 ihy* — innere Hypodermiszellen, welche das Tapetum bilden, aber keine verlängerte und glaskörperbildende distale Teile haben; *re* — Retina; *rek* — Retinazellkerne; *pi* — Pigmentschicht; *äuamem, iamem* — äussere resp. innere Augenmembran; *Gi Onz* — Sehnervenzweig des Gipfelauges.

Ausserhalb des Kontaktes des Zellbläschens mit der Hypodermis — dieser Kontakt erfolgt hier auf einem sehr kleinen Gebiet (siehe Taf. XI, Fig. 41, 42) — befindet sich eine grubenförmige Einsenkung in der Cuticula, deren Schichten ausserhalb der Grube dieselbe leichte Auswärtsbeugung zeigen, wie die Cuticulaschichten ausserhalb der Längsrinne der zuvor beschriebenen Augen. Die Hypodermiszellen (Textfig. 34, 35) unter dieser Grube — Linsengrube nenne ich sie weil sie der Längsrinne der zweiten Augen entspricht, obgleich sich hier keine be-

sondere Linse abgesetzt findet, die Cuticula aber andererseits auch nicht verdünnt ist, was Dohrn vermutete — sind etwas höher und ihre Kerne sind der Mitte und der Basis näher gerückt. Dagegen bildet die Hypodermis hier eine zusammenhängende Schicht, in deren Mitte sich jedoch ein deutlicher Kontakt mit der darunter liegenden Zellschicht — der inneren Hypodermisschicht, d. h. der inneren der zwei Zellschichten, welche die Begrenzung der Augenblase bilden (Taf. XV, Fig. 43) und die bei den zweiten Augen sowohl Glaskörper als Tapetum bildeten —



Textfig. 35.
N. grossipes-mixtum. Schnitt durch ein Gipfelauge, hauptsächlich den Glaskörper und die Pigmentschicht zeigend. Die Lamellen der präretinalen Membran sind auf dem Schnitt auseinandergebogen. *premem*¹, *premem*² — äussere, resp. innere Lamelle der präretinalen Membran. Die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 34.

befindet. Hier sind indessen nur wenige von den Zellen der inneren Hypodermisschicht umgebildet, im übrigen haben sie ihren epithelialen Charakter völlig beibehalten, obgleich die Zellen platter als die Hypodermiszellen des Augenhügels sind.

Die Hypodermis hat eine Basalmembran, ebenso die innere Hypodermisschicht. Dies hat zur Folge, dass sich beim Kontakt zwischen den beiden Schichten (siehe Textfig. 34 und 35) eine doppelte Membran, die doppelte präretinale Membran, bildet, die hier eine sehr kleine Ober-

fläche hat und deren äusserer Lamelle eine Öffnung in der Mitte fehlt, weil die äussere Hypodermisschicht zusammenhängend ist. Die Öffnung der inneren Lamelle ist klein und rund. — Der Retina entsprechen die schon von Dohrn als Ganglienzellen beschriebenen, grossen, vacuolisierten, mit grossen Kernen versehenen Zellen, welche die innerste und grösste Partie der Blase bilden. — Die seitliche Fortsetzung der Membran der inneren Hypodermisschicht wird auch hier zur inneren Augenmembran (Taf. XVI, Fig. 46; Textfig. 34, 35). Die Zellen der inneren Hypodermisschicht haben den Kontakt mit der Linse eingebüsst, und der ursprüngliche Hypodermiszellencharakter ist nahezu beibehalten, nur die der Linsengrube zunächst gelegenen Zellen bilden einen kleinen Glaskörper aus. Die glaskörperbildenden Zellteile heften sich an das Zentrum der präretinalen Membran an, also da wo dieser nur aus der äusseren Lamelle besteht (Textfig. 34 und 35).

Die die innere Hypodermisschicht umgebende zweite innerste, epitheliale Schicht des Auges (Textfig. 34, 35; Taf. XV, Fig. 43) entspricht der Pigmentschicht der Seitenaugen. Auch die Zellen dieser Schicht haben mehr ein ursprüngliches Epithelzellenaussehen beibehalten, obwohl die Zellgrenzen auch hier nach innen verwischt sind. Die Kerne der Pigmentzellen sind mit deutlichem Nucleolus versehen. Die von dieser Schicht abgesonderte basale Membran ist die äussere Augenmembran (Taf. XVI, Fig. 46).

Ebenso wie die andern Augen, wie Sokolow schreibt, "innen von der Lymphflüssigkeit umspült" werden, so verhält es sich auch hier (siehe Taf. XV, Fig. 32; Taf. XVI, Fig. 46, 47).

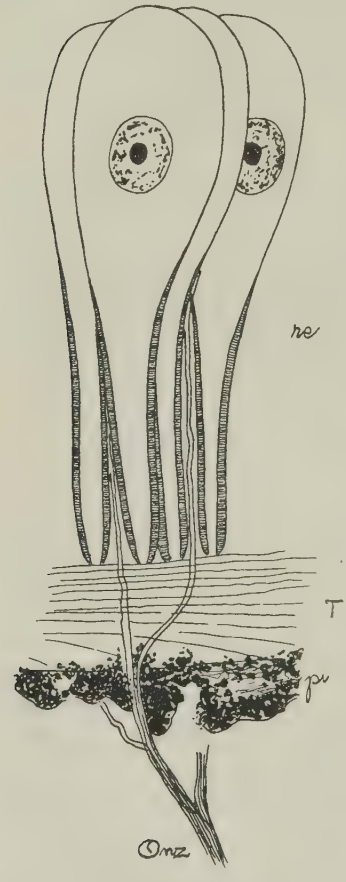
Die Sagittalschnitte, mit 4,5 μ Schnittdicke, stammen aus nicht entpigmentiertem Material von Nymphon strömii Kr., wo dieses dritte Augenpaar recht gut entwickelt ist. Auf den Photographien (Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 46, 47) sieht man teils die beiden Augenmembrane, teils auch die Innervation und den Pigmentbecher. Was den Pigmentbecher anbelangt, so enthält hier auch die innere Hypodermisschicht etwas Pigment, obgleich das Pigment meistens an den distalen Enden der Pigmentzellen vorkommt.

Wie aus der Faltenbildung an der Hypodermis hervorgeht, sind die Sagittalschnitte von einem Exemplar, das gerade im Begriff stand die Haut zu wechseln. Dies bewirkt unter anderem, dass die äussere Augenmembran aussieht als wäre sie doppelt, weil eine Hypodermispartie mit ihrer Basalmembran zum Teil hart an derselben zu liegen gekommen ist.

Die Innervation.

(Textfig. 36—38; Taf. XIV, Fig. 31, 32, 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 47.)

Sokolow schildert ausführlich seine eigenen Beobachtungen und diejenigen seiner Vorgänger über die Innervation. Ich kann diese seine Schilderung mit meinen Untersuchungsresultaten komplettieren und in einigen sehr wichtigen Fällen berichtigen.



Textfig. 36.
Detail von einem Längsschnitt durch ein Seitenauge, die Innervation der Retinazellen zeigend. *re* — Retina; *T* — Tapetum; *pi* — Pigmentschicht; *Onz* — Opticuszweig, von welchem man zwei Nervenfaserpaare ausgehen und Pigmentschicht und Tapetum durchdringen sieht, um darauf in die Retina hinein zwischen die Stäbchengebilde der Retinazellen zu ziehen.

Die Nervi optici habe ich an den Nymphonarten, N. grossipes-mixtum Kr. und N. strömii Kr. studiert. Wie bekannt geht von jeder Seite des Gehirns je ein Nervus opticus aus, der die Augen der resp. Seite innerviert. Dohrn hat ein besonderes Ganglion, welches vor der Stelle liegt, wo der Opticus sich in zwei Äste teilt, von denen je einer nach dem vorderen und hinteren Auge derselben Seite geht, beschrieben. Dieses Ganglion hat Sokolow nicht wiedergefunden und vermutet daher, dass es nur ganz wenigen Arten zukomme. Dies kann sehr wohl möglich sein, indessen habe ich mich, an dem auch von Sokolow untersuchten N. strömii Kr., davon überzeugt, dass der Nervus opticus an der Gabelungsstelle deutlich verdickt und reichlich mit Ganglienzellen bekleidet ist (siehe Taf. XIV, Fig. 31) und vermute daher, dass es diese Bildung ist, auf welche Dohrn es abgesehen hatte.

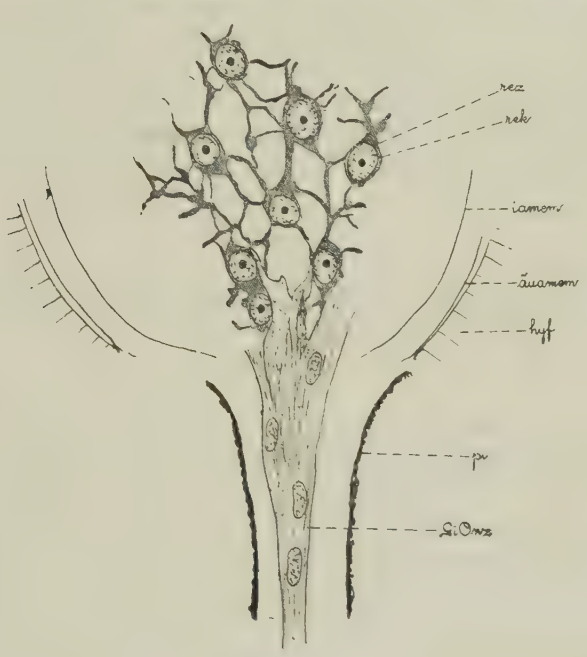
Immerhin das bemerkenswerteste ist nicht dies, sondern, dass ich bei N. strömii konstatiert habe, dass es sich bei dieser Art, wenigstens an den von mir untersuchten Exemplaren, nicht nur um eine Gabelung des Nervus opticus in zwei Äste handelt. Von der eben erwähnten Gabelungsstelle gehen nämlich *3* Nerven aus; und zwar 2 stärkere Nerven nach dem vorderen und hinteren Auge der betreffenden Seite, und ein, wenngleich schwächerer, doch völlig deutlicher und leicht zu verfolgender Nerv

nach dem kleinen, nach oben, zwischen den grossen, gelegenen Auge (siehe Taf. XIV, Fig. 32 und 34; Taf. XV, Fig. 44).

Alle drei Augen empfangen ihre Nerven von einem und demselben Paar sehr grossen Seitenloben im Gehirn.

Weitere Beiträge zur Innervation der zuvor bekannten Augen.

Die weitere Verzweigung der grösseren Opticusäste ist schon früher z. B. durch Morgan und Sokolow so gut bekannt und beschrieben, dass ich nichts besonderes hinzuzufügen brauche. Die Photographie (Taf. XV,



Textfig. 37.

Die Innervation des Gipfelauges. *rez* — Retinazelle; *rek* — Retinazellkern; *Gi Onz* — der mittlere, nach dem Gipfelauge ziehende der drei Äste des Sehnerven; *äuamem, iamem* — äussere, resp. innere Augenmembran; *hgf* — Hypodermisfalte von der Hypodermisschicht des Augenhügels; *pi* — dem Seitenauge angehörende Pigmentschicht.

Fig. 39) gewährt eine recht gute Vorstellung davon, wie diese Verzweigung auf Schnitten aussehen kann. Aber was die Innervation der Retinazellen anbelangt, muss ich gegen Sokolows Auffassung, dass die Nervenfäden in die Spitze der Retinazellen — als solche bezeichne ich den schmalen, rhabdomversehenen Teil einer Retinazelle — eintreten, bestimmt opponieren. Ich habe freilich die eigentlichen Kontaktpunkte zwischen den Nervenfasern und den Retinazellen nicht gesehen, aber ich habe gesehen, dass die kleinen feinen Nervenbündel des Opticus anscheinend meistens nur aus ganz wenigen Nervenfasern bestehen, zwischen

den Retinazellenspitzen eindringen und zwar zuweilen ganz deutlich diese von einander trennen (Textfig. 36, Taf. XV, Fig. 39).

Die eigentliche Innervation der Retinazellen erfolgt also nicht durch die Spitzen der Retinazellen, sondern in der Nähe des Kerns, am erweiterten Teil der Retinazelle, was ausdrücklich betont werden muss.

Die Innervation der rudimentären Augen — Gipfelaugen (Textfig. 37; Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44).

Der nach dem Gipfelauge ziehende Nerv verzweigt sich erst dicht unter dem Auge, wo die Pigmentschicht aufgelöst ist. Die innere Augenmembran, die hier schwach ist, wird durchdrungen und die für einen degenerierten Nerven eines rudimentären Organs bei den Pantopoden charakteristischen, relativ kurzen und dicken Nervenästchen strahlen zwischen die vacuolisierten Retinazellen hinein — welche der Ausbildung von Stäbchen völlig entbehren — und der Kontakt zwischen Nerven und Retinazellen findet bei dem kerntragenden Teil der Retinazellen statt.

Der Bau der von mir untersuchten Pantopodenaugen.

Zusammenfassung.

I. Der Bau der Seitenaugen (= der zuvor bekannten Augen).

1. Die *Linse* ist bilateral symmetrisch und an der Innenseite mit einer dorsoventral laufenden Rinne — der Längsrinne der Linse — versehen. Der obere, gewöhnlich bikonvexe Teil der Linse ist im allgemeinen stärker entwickelt, als der untere Teil, der oft mehr konvexplan, oder wenn er sehr schwach entwickelt ist, sogar konvex-konkav sein kann.

2. Die *Hypodermis,* gleichfalls von bilateralsymmetrischem Bau, besteht aus: *a*) gegen die Mitte der Linse zu mehr und mehr schräg gestellten, linsenbildenden Zellen, deren Basalmembran die äussere Lamelle der präretinalen Membran bildet; *b*) Zellen, deren basale Teile in der Weise nach aussen gebogen sind, dass die Basalmembran derselben dicht an der Basalmembran der letztgenannten Zellen zu liegen kommt und also die innere Lamelle der präretinalen Membran bildet. Diese Zellen sind auch, wenngleich in etwas geringerem Grade lentigen und bilden die Linse an den Rändern der Linsenrinne; *c*) einer ringsum die Retina liegenden schalenförmigen Zellschicht von sehr hohen, schwächer lentigenen Zellen, deren Distalpartien den Linsenteil beiderseits der tiefsten Teile der Längsrinne absondern. Die Zellkerne liegen mehr oder weniger der Mitte der Zellen genähert. Die zwischen der Basalmembran und den Kernen befindlichen Zellteile bilden das Tapetum, die distalen Zellpartien bilden den Glaskörper. Die Basalmembran der Zellschicht

ist die innere Membran des Auges. — Die Zellkerne in *b* sind etwas grösser, als diejenigen in *a*, die in *c* sind etwas grösser, als die in *b*, sämtliche mit deutlichem Nucleolus. Die präretinale Membran hat in der Mitte eine ovale Öffnung.

2. Die *Retina* besteht aus im Verhältnis zu den übrigen sehr grossen Zellen, deren weiteste Teile dem Glaskörper zugekehrt sind, während die Spitzen mit den Stäbchen gegen das Tapetum gerichtet sind. Die grossen, gerundeten, mit deutlichem Nucleolus versehenen Kerne liegen gewöhnlich ungefähr in der Mitte der erweiterten Zellteile. Eine Vacuolenschicht in der Retina ist sicherlich nicht vorhanden.

Die Retinazellen empfangen die Nervenfasern des Opticus nicht durch ihre Spitzen, sondern der Kontakt mit den Nervenfasern befindet sich wahrscheinlich auf dem Niveau, wo die Zellkerne liegen.

4. Die *Pigmentschicht,* die innerste Zellschicht des Auges, welche das Auge schalenförmig umgibt, besteht aus einer ursprünglich einschichtigen Zelllage, deren Basalmembran die äussere Membran des Auges ist. Die Grenzen der Zellen werden schliesslich verwischt, wodurch eine Art Syncytium entsteht. Speziell ist dies gegen den am weitesten in den Augenhügel hinein liegenden Teil des Auges geschehen. Ein Teil der Kerne dürfte degeneriert sein, auch den übrigen fehlt ein deutlicher Nucleolus.

II. Die Gipfelaugen.

1. Die *Linse.* Eine besondere Linsenverdickung der Cuticula kann nicht nachgewiesen werden, wohl aber eine der Linsenrinne der Seitenaugen entsprechende Grube — die Linsengrube.

2. Die *Hypodermis.* Unter der Linse eine zusammenhängende Hypodermiszellschicht, die unter der Linsengrube aus etwas höheren Zellen besteht und hier mit ihrer Basalmembran mit der Basalmembran der inneren Hypodermisschicht in Verbindung steht. Die beiden Basalmembranen bilden beim Kontakt die doppelte präretinale Membran, deren äusserer Lamelle eine zentrale Öffnung fehlt, deren innere Lamelle aber eine kleine runde Öffnung hat. Die Basalmembran der inneren Hypodermisschicht bildet — ausser dem Teil, der die innere Lamelle der präretinalen Membran darstellt — die innere Augenmembran. Die innere Hypodermisschicht, der eine direkte Verbindung mit der Linse fehlt, bildet einen kleinen Glaskörper, aber kein Tapetum von verlängerten Zellpartien; sie enthält etwas Pigment und umschliesst die Retina blasenförmig.

3. Die *Retina.* Die Retinazellen sind stark vacuolisiert und unregelmässig geformt, haben grosse, rundliche Kerne aber keine Stäbchen. Die degenerierten Opticusnervenenden stehen mit den Retinazellen in der Nähe ihrer Kerne in Kontakt.

4. Die *Pigmentschicht.* Sie enthält im Gipfelauge relativ wenig Pigment, bildet die innerste Schicht des Auges und behält in den äus-

seren Teilen ihre Zellgrenzen, ist aber nach innen, dem Opticus zunächst, nahezu völlig verwischt. Die Basalmembran der Pigmentschicht ist die äussere Augenmembran.

Die Gipfelaugen sind rückgebildete Augen aller Wahrscheinlichkeit nach im Prinzip gleich gebaut wie die Seitenaugen, und der nach einem Gipfelauge ziehende Nerv ist ein Zweig des anfänglich einfachen Sehnerven derselben Seite des Augenhügels, wo das Gipfelauge gelegen ist, und geht von demselben Lobus im Vorderhirn aus wie die Opticuszweige nach den Seitenaugen derselben Seite.

Der Typus der Pantopodenaugen.

Da ich leider keine Gelegenheit gehabt habe, die ontogenetische Entwicklung der Augen zu untersuchen und daher einer vollständigen Unterlage entbehre, um die Frage, zu welchem Entwicklungstypus die Pantopodenaugen gehören, eingehend zu diskutieren, muss ich mich mit der Feststellung begnügen, welchem Typus das ausgebildete Auge angehört.

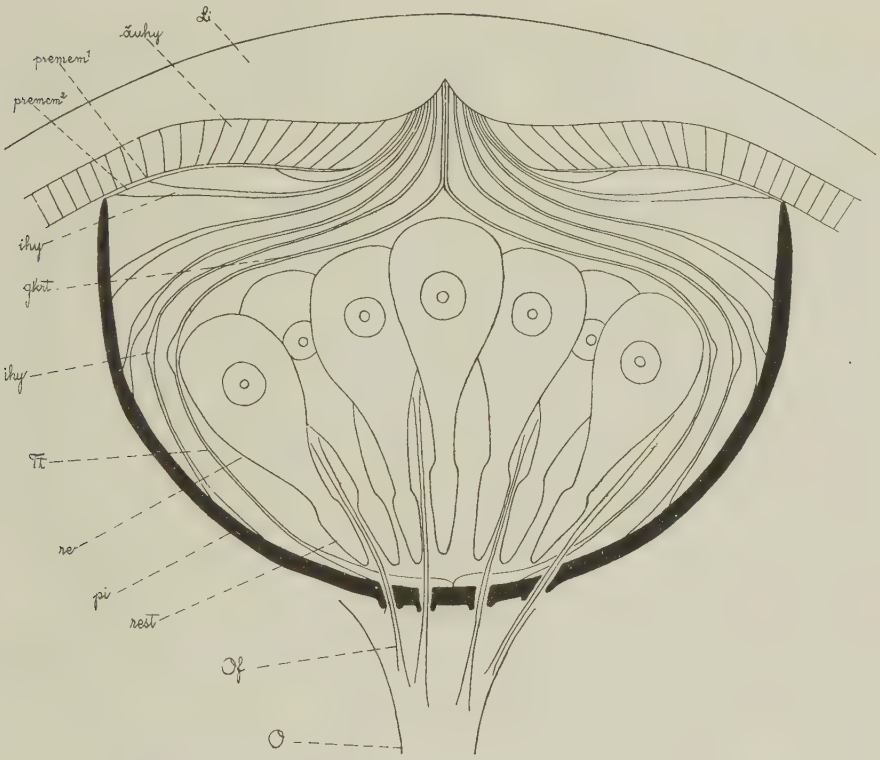
Das Pantopodenauge ist nach Sokolow als einschichtig und nicht invertiert anzusehen. Dass es indessen nicht einschichtig ist, dürfte mit aller wünschenswerten Deutlichkeit aus dem Gesagten hervorgehen, aber die Anzal der vorhandenen Schichten kann möglicherweise verschieden aufgefasst werden. Eigentlich muss man meines Erachtens annehmen, dass das Seitenauge dreischichtig ist und demnach, ausser der Linse, aus Hypodermis-, Retina- und Pigmentschicht besteht. Was das Seitenauge anbelangt, so betrachte ich also alle Hypodermiszellen des Auges, auch die glaskörper- und tapetumbildenden, als zu einer und derselben Zellschicht gehörend.

Bei der Entwicklung des Auges dürften dann die Hypodermiszellen mit ihren Basen zwischen die Pigmentzellen und die grossen Retinazellen hinunter gedrungen sein.

Morgan kam, wie bereits erwähnt, bei seinen Untersuchungen zu dem Resultat, dass das Seitenauge ein invertiertes Blasenauge sei. Dass es invertiert ist, ist ja klar, aber ob es dies durch eine solche Entwicklung geworden ist, wie sie Morgan angenommen hat, oder ob eine spätere Neuordnung der einzelnen Sehzellen erfolgt ist, das kann ich natürlich an meinem Material nicht entscheiden.

Die Textfig. 38 zeigt ein schematisches Bild von einem Seitenauge der von mir untersuchten Pantopoden. Auf den ersten Anblick ist die Figur, wie man sieht, der von Sokolow gegebenen schematischen Figur

(Textfig. 25) auffallend ähnlich, aber bei näherer Betrachtung gewahrt man, dass sowohl Details als auch Hauptsachen in den beiden Figuren wesentlich verschieden sind.



Textfig. 38.

Schematischer Querschnitt (in diesem Fall = Sokolows Horizontalschnitt) durch ein Pantopoden-Seitenauge. *Li* — Linse; *äuhy* — äussere Hypodermiszellen; *premem*¹ — äussere Lamelle der präretinalen Membran; *ihy* — innere Hypodermiszellen; *gkrt* — Glaskörperteil und *Ti* — Tapetumteil einer der innersten Hypodermiszellen; *premem*² — Innere Lamelle der präretinalen Membran; *re* — Retina; *rest* — die mit Stäbchengebilde versehene Spitze der Retinazelle, die in der Figur im Verhältnis zu den übrigen Teilen etwas verkleinert ist, und zwar um die Sehnervenfaserpaare einzeichnen zu können; *pi* — die Pigmentschicht, die nach innen von der inneren Augenmembran und nach aussen von der äusseren Augenmembran begrenzt ist; *O* — Opticus; *Of* — Sehnervenfaser. Um die Figur etwas übersichtlicher zu gestalten sind nur einige wenige Hypodermiszellen eingezeichnet worden.

Das Gipfelauge ist im Prinzip von demselben Bau, wie das Seitenauge, muss aber wohl als 4-schichtig angesehen werden, weil im Gipfelauge tatsächlich zwei Hypodermisschichten vorhanden sind.

Vergleich der Pantopodenaugen mit den Augen anderer Arthropoden.

Sowohl Morgan wie Sokolow haben diesbezügliche Fragen näher diskutiert und sind zu der Schlussfolgerung gekommen, dass die Augen der Pantopoden denjenigen der Arachnoiden am nächsten kommen (siehe die Historik). Sokolow hat sogar lediglich aus dem Bau der Augen sehr weitgehende Schlussfolgerungen gezogen. Er schreibt wie folgt: "Wollte man nun die gewonnenen Resultate zusammenstellen und auf Grund des Augenbaues die Frage aufwerfen, wohin die Pantopoden im System gestellt werden müssen, so würde man auch jetzt keine befriedigende Antwort erhalten. Freilich ist in dieser Hinsicht eine gewisse Verwandtschaft der Pantopoden mit den Arachniden nicht zu verkennen. Immerhin wäre es aber richtiger die Pantopoden als eine selbständige Gruppe zu betrachten. Diese Gruppe mag wohl älter als die der Arachniden sein, wofür ja der verhältnismässig primitivere Bau der Pantopodenaugen zeugt. Dies Ursprüngliche muss man nicht nur in dem konvertierten Typus und der damit verbundenen Einschichtigkeit der Augen, sondern auch in der unregelmässigen Anordnung einzelner Augenelemente (vgl. nur das unregelmässige Bild des 'Stäbchengitters') erblicken."

Aus allem zuvor Gesagten dürfte indessen erwiesen sein, dass die Kenntnis von dem Bau der völlig entwickelten Seitenaugen der Pantopoden bisher nicht der Art gewesen ist, dass sie den Ausgangspunkt für Homologisierungsversuche hat bilden können.

1913 und 1914 ist von Ludwig Scheuring eine Arbeit über die Augen der Arachnoiden erschienen, die jetzt einen sicheren Vergleich zwischen diesen und den Pantopodenaugen gestattet. Es scheint mir deshalb nicht nötig, frühere stark auf reinen Vermutungen fussende Diskussionen über dieses Kapitel zu referieren. In Scheurings Arbeit habe ich eine so schlagende Übereinstimmung zwischen den Seitenaugen der Pedipalpen und den Augen der Pantopoden gefunden, dass ihre Homologie kaum zu bezweifeln sein dürfte.

Ein Beispiel davon, wie die Seitenaugen der Pedipalpen orientiert sind, gewährt die Textfig. 39.

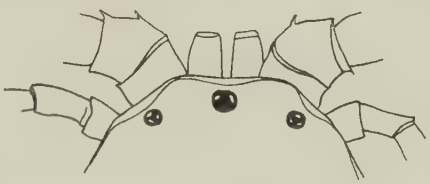
Ich gestatte mir Scheurings Bild (Scheuring, 1913, Taf. 37, Fig. 12) (Wirén, Taf. XVI, Fig. 45) von einem 10 μ dicken Längsschnitt durch die Seitenaugen eines Typopeltis stympsoni zu reproduzieren und halte es für notwendig hier das wesentlichste von dem, was Scheuring über die Seitenaugen der Pedipalpen geschrieben hat, zu zitieren. Es ist Folgendes: "Betrachtet man einen Sagittalschnitt durch die 3 Seitenaugen eines Pedipalpen (Fig. 12), so ergibt sich daraus ihr gegenseitiges Lagenverhältnis. Während ein Augenbecher median getroffen ist, bieten

die beiden anderen schiefe Querschnitte dar. Weiter ersieht man aus der Figur, dass, wenn die Retina längs geschnitten ist, dies nicht auch für die Linse der Fall ist. Es muss also die Hauptsehrichtung der 3 Augen eine verschiedene sein.

Auf diesen Punkt gehe ich später noch ausführlicher ein.

Der Bau der Seitenaugen ist in den beiden Familien der Pedipalpen der gleiche. Immer lassen sich 4 Schichten unterscheiden: 1. Glaskörper, 2. Retina, 3. Tapetum, 4. Postretina.

Die Linse stellt durchweg eine bikonvexe Verdickung der Cuticula dar, die die 3 chitinösen Lamellen derselben deutlich erkennen lässt. Die äussere Krümmung ist stärker als die innere. Die durchschnittliche Gestalt ist die, wie sie sich in Fig. 10 und 12 für das mittlere Auge darstellt. Eine Beziehung mit dem Glaskörper, wie sie bei den Frontalaugen zu beobachten war, konnte ich bei den Seitenaugen nicht finden. Vielmehr wiesen die Linse sowohl als auch der Glaskörper bei allen von mir untersuchten Arten die gleiche Gestalt auf. Dass bei dem dritten Auge in Fig. 12 die Linse so gross erscheint, liegt daran, dass sie sehr schief getroffen ist.



Textfig. 39.
Schema der Augenstellung der Amblypygii nach Tarantula margine-maculata.
(Nach Scheuring.)

Der Glaskörper, der die direkte Fortsetzung der Hypodermis darstellt, überlagert in gleicher Ausbildung die drei Augenbecher. Sein Aussehen gegenüber der Hypodermis ist nicht viel verändert; nur sind die einzelnen Zellen etwas niederer geworden. Die Kerne weisen mehr runde Formen auf als die gewöhnlichen hypodermalen Kerne; auch ist ihre Färbbarkeit gegenüber diesen geringer (Fig. 13).

Zwischen Glaskörper und Retina zieht sich gerade wie bei den Hauptaugen eine präretinale Membran hin (Fig. 13 und 14). Diese weicht jedoch in ihrer Struktur etwas von jener ab. Besonders lassen sich keine zwei Lamellen unterscheiden, oder es ist die proximale so dünn, dass sie von der distalen nicht getrennt werden kann. Sicher ist die Membran völlig kernlos. An der Seite geht sie in die Basalmembran der Hypodermis über und steht auch mit der postretinalen Membran in Verbindung. Die Uebergangsstelle ist gerade wie bei den Hauptaugen durch eine Aufschliessung der beiden Lamellen kenntlich.

Auf die präretinale Membran folgen die Retinazellen, die ein wesentlich anderes Verhalten zeigen als die der Hauptaugen. Die einfallenden Lichtstrahlen müssen erst sowohl die Retinazelle als auch die Nervenschicht durchsetzen, ehe sie zu den recipierenden Elementen gelangen. Die Lage der Rhabdome ist (mit Grenacher gesprochen) eine postnucleare (Fig. 12, 13, 14, 15).

Innerhalb der Retina treffen wir nur eine Art von Zellen an. Alle tragen Rhabdome. Von einer Gruppierung derselben zu Retinulae ist jedoch nichts zu bemerken.

Jede einzelne Retinazelle hat die Form einer sich schwach verjüngenden Keule (Fig. 15), deren dünnerer Teil in den Augenbecher hineinragt. In dem distalen dickeren Ende liegt der Kern. Dieser ist ziemlich chromatinarm, hat aber meist einen deutlichen Nucleolus. Das Plasma der Retinazelle ist in ihrem distalen Teil fein granuliert und mit Eisenhämatoxylin ziemlich stark färbbar. Weiter proximal wird es immer mehr fibrillär, um in dem rhabdomtragenden Abschnitt wieder fein strukturiert zu sein. In diesem letzten Drittel ist an jeder Retinazelle, sowohl auf Längs- als auch auf Querschnitten, ein deutlicher, peripherer Stiftchensaum zu erkennen (Fig. 14 und 15). Die einzelnen Zellen legen sich fest gegeneinander und deformieren dabei sich sowohl als ihre Rhabdome. Man erhält infolgedessen auf Querschnitten durch das Auge, besonders durch die Rhabdomregion, webenartige Bilder (Fig. 13).

Die Innervierung der Retinazellen erfolgt, wie schon erwähnt, von distal. Der Nerv tritt von vorn in den Augenbecher ein (Textfig. K), direkt unter den Retinazellkernen, teilt sich hier in einzelne Fasern auf, die ungefähr in derselben Höhe zu den einzelnen Zellen ziehen (Fig. 14). Die Fasern dringen in die Zellen ein und ziehen wahrscheinlich in der Mitte derselben bis zu der Rhabdomregion, wo sie den peripheren Stiftchensaum bilden.

Auf die Retina folgt eine fibrilläre Lage, die Schimkewitsch als die aufgespaltenen Fasern des Nervus opticus ansah. In Wirklichkeit haben wir es aber hier mit einem sehr starken Tapetum zu tun (Fig. 12, 13, 14). Diesem ist der für die Seitenaugen schon anfangs erwähnte starke Glanz zu verdanken. Der Tapetumbelag ist vollständig lückenlos. In durchfallendem Lichte erscheint er aus hell-leuchtenden gelben Fasern zusammengesetzt, in auffallendem Licht dagegen stellt er eine homogene, silberweiss glänzende Masse dar. Die Kerne dieser Schicht liegen nur an der Seite. Sie sind stark färbbar und von langer, flacher, elliptischer Gestalt.

Nach unten und nach der Seite folgt auf das Tapetum die Postretina (Fig, 12, 13, 14). Diese stellt eine einschichtige Zellenlage von fast gleicher Ausbildung wie die Postretina der Frontalaugen dar. Die einzelnen Zellen sind nicht mehr voneinander zu unterscheiden, sondern bilden ein feines, verfilztes Polster. Die Kerne desselben sind flach elliptisch und nicht so stark tingierbar wie die des Tapetums. Nach vorn ist die Grenze der postretinalen Zellenlage unscharf, nach hinten setzt sich diese durch eine Membran deutlich von dem umgebenden Mesoderm ab (Fig. 13). Sie vereinigt sich seitlich mit der Basalmembran des Glaskörpers und mit der der Hypodermis. Von aussen wird diese Lamelle durch Anlegen von mesodermalen Zellen verstärkt. Vorn oben

befindet sich in ihr eine Öffnung, die dem Nerven Eintritt gewährt (Fig. 14 und Textfig. K).

Eine grössere Blutlacune zwischen Retina und Postretina, wie in den Hauptaugen, ist nicht vorhanden."

Scheurings Untersuchung gibt, wie der Leser sieht, allzu viele und grosse Ähnlichkeiten zwischen den Seitenangen der Pedipalpen und den Pantopodenaugen, als dass man berechtigt sein könnte eine Relation zwischen denselben zu leugnen.

Aus der ganzen Arbeit Scheurings geht tatsächlich hervor, dass keine andere Arachnoiden, ja selbst kaum die Pseudoscorpioniden Augen haben, deren Bau mit dem der Seitenaugen der Pedipalpen so übereinstimmend ist wie der Augenbau der Pantopoden.

Einige Abweichungen sind ja indessen vorhanden. Die Linse in den Seitenaugen der Pedipalpen scheint nicht mehr mit der inneren Hypodermisschicht (Scheurings Tapetum) in Verbindung zu stehen und entbehrt einer Rinne, was zur Folge hat, dass die innere Hypodermisschicht keinen besonderen Glaskörper entwickelt, sondern nur ein Tapetum bildet.

Die Lage der Zellkerne des Tapetums an den Seiten und die übrige Beschreibung vom Tapetum zeigt, wie mir scheint, dass das Verhältnis im übrigen bei den verschiedenen Augen dasselbe ist.

Scheurings Postretina und die Pigmentschicht des Pantopodenauges zeigen ja vollkommen dieselbe Ausbildung und müssen als homolog angesehen werden.

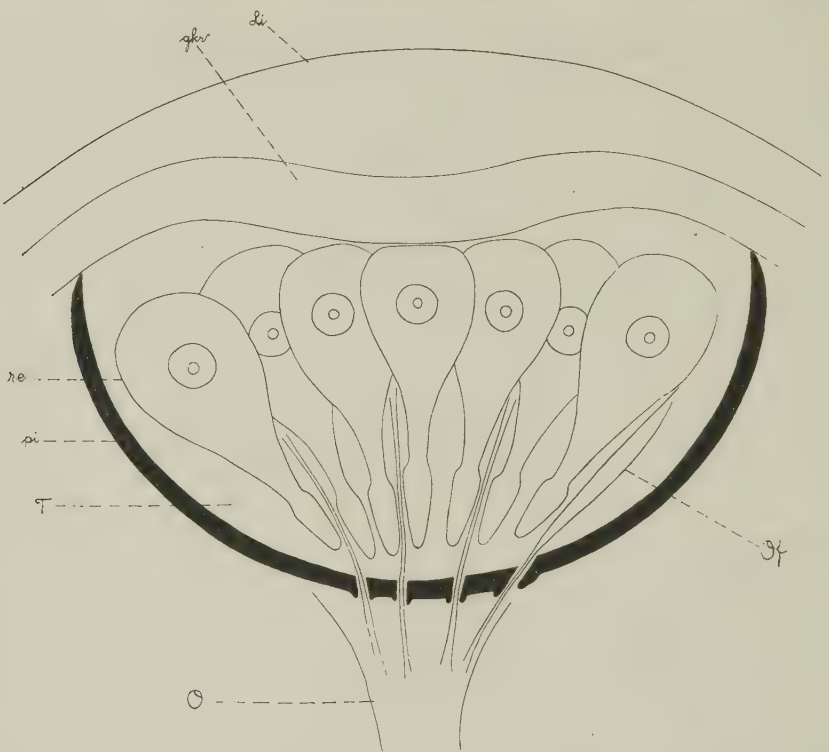
Da Scheuring, nach den Figuren zu urteilen, keine entpigmentierten Seitenaugen in Schnittserien zerlegt hat, hat er das Verhältnis zwischen Tapetum und Postretina nicht sehen können und daher die Basen der Tapetumzellen und die Basalmembran — die innere Membran des Auges bei den Pantopoden — nicht beobachtet, die allem Anschein nach vorhanden gewesen ist und dieselben Verhältnisse gezeigt haben dürfte, wie bei den Pantopoden.

Die Innervation der Seitenaugen der Pedipalpen ist genau dieselbe, wie die der Pantopodenaugen, nur, wie es scheint, mit dem Unterschiede, dass der Opticusast von der Seite und demnach nicht verzweigt in die Pedipalpaugen, aber median und stark in einzelne Ästchen zerteilt in die Augen der Pantopoden eintritt; nur in dem Gipfelauge teilt sich der Opticusast mitten zwischen dem unteren und dem innersten Teil des Auges.

Die Anzahl Seitenaugen bei den Pedipalpen ist bei den von Scheuring untersuchten Formen genau dieselbe, wie die der Pantopodenaugen, und sogar die Richtung der Augen ist die gleiche. Aber die 6 Seitenaugen der Pedipalpen sitzen, auf jeder Seite des Cephalothorax, 3 an der Zahl, auf ein paar kleinen Seitenaugenhügeln (Textfig. 39), während die Pantopodenaugen bekanntlich alle 6 auf einem einzigen medianen Augen-

hügel sitzen. Welches Verhältnis das ursprünglichste ist, ist eine Frage, auf die ich in diesem Kapitel noch nicht eingehe.

Wie bei der Besprechung des Augentypus der Pantopoden hervorgehoben wurde, sind die Augen dreischichtig, aber die Gipfelaugen vierschichtig, weil die Hypodermiszellen in lezteren Augen zwei Schichten bilden. Irgend ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen dreischichtigen und vierschichtigen Augen war indessen nicht vorhanden. Immer-



Textfig. 40.
Schematischer Querschnitt durch ein Pantopoden-Seitenauge. Hypothetisches Bild, das den Bau eines solchen Auges in dem Falle zeigt, wenn die äussere Hypodermisschicht, hier gleich dem Glaskörper — *gkr*, vollständig von der inneren Hypodermiszellschicht, hier gleich dem Tapetum — *T* abgetrennt ist; *re* — Retina; *pi* — Pigmentschicht; *O* — Sehnerv; *Of* — Sehnervenfaser.

hin, denken wir uns nur das Verhältnis, dass in den Seitenaugen die der Linse zunächst gelegenen Hypodermiszellen eine einzige zusammenhängende Schicht bilden und demnach von den inneren Hypodermiszellen getrennt sind. Dann würde die Längsrinne der Linse verschwinden und eine schematische Darstellung des Auges in seinem ganzen Umfang folgendes Bild geben. (Textfig. 40).

Dieses schematische Bild ist dann, wie aus der Textfig. 40 ersichtlich, gleich dem allgemeinen Schema über die Nebenaugen der Arachnoiden.

Wie wichtig dieses Verhältnis ist, geht ja ohne weiteres daraus hervor, dass die Nebenaugen der Arachnoiden von einem für die Arachnoiden charakteristischen Bau sind.

Kurz und gut steht in Langs Handbuch (1913–1914) über die Augen der Arachnoiden u. a. wie folgt: "Diese sind unicorneal, unterscheiden sich jedoch, abgesehen davon, in wesentlichen Punkten von den ebenfalls einlinsigen Ocellen anderer Arthropoden".

Ich halte es indessen für völlig erwiesen, dass das Pantopodenauge ein im grossen gesehen typisches Arachnoidenauge von demselben Bau wie die Nebenaugen der Arachnoiden ist, und ferner bin ich auf Grund aller Detailähnlichkeiten und Übereinstimmungen im grossen zwischen den Seitenaugen der Pedipalpen und den Augen der Pantopoden der Meinung, dass diese als homolog anzusehen sind.

VIERTES KAPITEL.

Phylogenie der Pantopoden.

Historik.

Dohrn 1881 hat die Phylogenie der Pantopoden ausführlich erörtert und ist zu dem Resultat gekommen, dass die Pantopoden möglicherweise irgendwo aus hypothetischen Zwischenformen, zwischen Anneliden und Phyllopoden, hervorgegangen seien, dass aber die Pantopoden niemals weder Crustaceen noch Tracheaten gewesen seien.

Die Pantopoden, meint er, können weder von einer jetzt lebenden noch von berechenbaren früheren Krebsfamilien abgeleitet werden. Die Richtigkeit hiervon wird nach Dohrns Meinung hauptsächlich durch folgende 4 Gründe bewiesen. 1) Der Pantopodenschnabel besteht aus drei Antimeren und entspricht morphologisch dem Oesophagus + Kaumagen der Crustaceen. Diese Struktur des Schnabels "steht geradezu einzig im gesamten Bereich der Arthropoden da, ..." 2) Die Pantopoden haben ursprünglich 4 Paar Geschlechtsöffnungen, während kein Krebstier mehr als ein Paar hat. 3) Die Struktur des Pantopoden-Rückengefässes kann nicht leicht aus bekannten Krebsstrukturen abgeleitet werden. 4) Die Pantopodenaugen, Zirkulations- und Verdauungsverhältnisse sind von eigentümlicher Art.

Dohrn fährt fort: "Woher aber sollen wir sie ableiten? Was soeben als unübersteigliche Barrière gegenüber den Krebsen hervorgehoben

ward, lässt sich auch mit derselben Schärfe gegen Ableitungsversuche von Spinnen oder Insekten und Myriapoden geltend machen, und die spärlichen und nicht einmal richtigen Vergleichspunkte, welche von SEMPER hervorgehoben wurden, um die Pycnogoniden für Arachniden auszugeben, halten den Vergleich nicht aus mit den oben citirten Divergenzen.

Es bleibt uns wohl nur übrig, wieder an den gemeinsamen Mutterschoss all dieser Gruppen gegliederter Thiere uns zu halten, an Anneliden. Die Pycnogoniden-Organisation zeigt zwar wenig directe Beziehungen auch zu Anneliden, aber wenn wir sie in frühere Zustände aufzulösen versuchen, werden wir schliesslich wohl noch zunächst auf Anneliden-ähnliche Bildungen stossen."

Diese sind: 1) Vor allem zeigen die — zwei letzten — rudimentären Ganglien, neben mehreren Organen, dass die Vorfahren der Pantopoden eine grössere Segmentanzahl gehabt haben, als die jetzigen. Ungewiss ist, wieviele Segmente weggefallen sind. 2) Palpen und Eierträger sind wahrscheinlich Extremitäten von ungefähr demselben Typus, wie die folgenden gewesen und haben wie diese Darmdivertikel und Geschlechtsorgane enthalten. Die von DOHRN beschriebenen Exkretionsorgane in Palpen und Eierträgern hält er für metamorphosierte Geschlechtsorgane. 3) Die Geschlechtsorgane sind ursprünglich wahrscheinlich getrennt gewesen und haben mit einem Paar Mündungen hinter der Extremitäteninsertion in jedem gangbeintragenden Segment ausgemündet. Die gegenwärtige Unpaarigkeit der Geschlechtsorgane und die Lage der Geschlechtsmündungen an den Beinen ist sekundär. 4) Die Ostienanzahl des Rückengefässes ist variierend.

"Wenn wir nun nach diesen Andeutungen uns einen Vorfahren der Pantopoden zu construiren hätten, würden ihm etwa folgende Eigenschaften zukommen. Wenigstens acht Extremitätenpaare, von denen das erste vom oberen Schlundganglion innervirt wäre, die übrigen sieben aber in gleicher Gestalt je sieben Segmenten anhingen. Diese Extremitäten würden sehr viel weniger Glieder haben, vielleicht 3—4, die Darmdivertikel würden in sie hinein reichen, die Geschlechtsorgane aber nicht, dieselben würden vielmehr in jedem Segment eine gesonderte, paarige Drüse bilden mit je einem Ausführungswege hinter der Einlenkung der Extremitäten. Das Rückengefäss würde ebenso viele Spaltöffnungen haben, vielleicht würden sogar noch weitere geschlossene Blutbahnen existirt haben."

Die Cheliceren haben ursprünglich wahrscheinlich keine Scheren, sondern Klauen gehabt ebenso wie p^4 und p^5 des Protonymphons.

Ein kleiner und weniger beweglicher Schnabel ist ursprünglicher, als ein grosser und beweglicherer.

Das "Oberschlundganglion" ist früher vermutlich paarig gewesen, was aus der Innervation der Augen und daraus hervorgehen würde, dass

die Augen ursprünglich seitlich gestellt gewesen sein dürften. Eine Folge dieser Paarigkeit ist, dass das obere Antimer des Schnabels ursprünglich auch paarig gewesen sein dürfte, ebenso wie der vom "Oberschlundganglion" nach dem oberen Antimer ziehende Nerv, der mit dem unpaarigen Darmnervensystem der übrigen Arthropoden nichts zu tun hat.

Die Weibchen haben die Eier ursprünglich getragen und erst phylogenetisch spät ist diese Rolle den Männchen übertragen worden. Dies geht daraus hervor, dass die Weibchen allgemein Eierträger entwickelt gehabt haben (welche vielleicht die Eier geschützt haben), dass diese aber bei einer grossen Menge rezenter Pantopodenarten eine Serie von verschieden weit fortgeschrittener Reduktion zeigen, während sich bei allen Männchen Eierträger in verschiedenem Grade entwickelt finden.

Auf Grund dieser phylogenetisch späten Metamorphose der Eierträger und des reichlichen Vorkommens von Zwischenformen zwischen den Pantopoden muss man annehmen, dass die nun lebenden Pantopoden ein in lebhaftester Artbildung begriffener Überrest eines alten, früher mächtiger gewesenen Stammes sind und so eine Gruppe für sich bilden, die etwa im Range einer Krebsfamilie steht, daher auch hier die Diagnose der Klasse, der Ordnung und der Familie sich decken. Aber das Vorkommen so vieler Zwischenformen deutet immerhin darauf, dass der Stammvater der *rezenten* Pantopoden vor nicht allzu langer Zeit gelebt hat.

Dohrn präzisiert seine Auffassung von Nauplius und Protonymphon und schreibt schliesslich: "Dass aber die Larve der Pantopoden nicht kurzweg als ein modificirter Nauplius zu betrachten ist, das geht aus meiner Auffassung beider Larvenformen hervor, denen beiden ich keinen andern Werth zuschreibe, als dass jede für sich den drei-segmentigen Wurmzustand mit Crustaceen- resp. Pantopoden-Elementen verquickt darstellt."

Hoek 1881, 2. In seiner Analyse über Dohrns Monographie sagt Hoek, er sei in Übereinstimmung mit früheren Äusserungen Dohrns der Meinung, dass die Pantopoden weder mit Arachnoiden noch mit Crustaceen verwandt seien, sondern sich neben und vollkommen unabhängig von diesen entwickelt haben.

Aber, obwohl Hoek in bezug auf seine Auffassung der Phylogenie der Pantopoden der Hauptsache nach mit Dohrn übereinstimmt, hat er doch eine abweichende Meinung hinsichtlich gewisser Einzelheiten. Er meint, Dohrns Theorie, dass Palpen und Eierträger ursprünglich homotyp mit nachfolgenden Extremitäten-paaren gewesen seien, sei insofern vollständig unbezeugt, als nicht eine einzige Beobachtung vorliege, welche beweise, dass Darmdivertikel ursprünglich in Palpen und Eierträger eingedrungen seien, oder dass auch diese ursprünglich Geschlechtsorgane getragen haben. Ausserdem meint er, Dohrn habe — aus dem Vorhan-

densein des hinter dem Ganglion des vierten Ganglienpaares befindlichen rudimentären Ganglions — voreilig die Schlussfolgerung gezogen, dass die Vorfahren der Pantopoden noch ein *extremitäten*tragendes Körpersegment gehabt haben sollten. Spuren dieser Extremitäten sind nämlich, nach HOEK, niemals gefunden worden.

HOEK legt grosses Gewicht auf das Protonymphon, das für ihn eine "vraie larve primaire dans le sens de M. BALFOUR" ist, und er sagt darüber u. a.: "J'ai été frappé en premier lieu par la présence presque générale dans l'ontogénie des Pycnogonides d'une forme larvaire caractéristique (le Protonymphon), et cette présence m'a suggéré l'idée d'une descendance d'un ancêtre ressemblant à peu près à cette larve, lequel ancêtre prendrait place aussi bien à côté de l'ancêtre hypothétique des Crustacées, le Nauplius, qu'à côté d'un troisième (l'ancêtre des Annélides), qui tous les trois pourraient être descendus d'un pro-ancêtre commun; et j'ai essayé d'obtenir ainsi une explication des affinités de ces trois groupes d'animaux (Annélides, Pycnogonides, Crustacés)."

SCHIEMKEWITSCH 1884 nähert die Pantopoden den Arachnoiden auf Grund des Baues des Darmkanals und der Geschlechtsorgane und fasst seine Ansichten von der Phylogenie der Pantopoden in folgender Weise zusammen: "Il est bien probable, d'après mon avis, que les Pycnogonides présentent des formes qui ont des ancêtres communs avec les Araignées, mais des formes arrêtées dans leur développement (mandibules articulées, les zoonites thoraciques non confondus) et en même temps des formes modifiées (développement de l'endopodium maxillaire et abdomen rudimentaire)."

WEISSENBORN 1886 rechnet die Pantopoden zu den Arachnoiden, welch letztere "bezüglich des Nervensystemes den Myriapoden und Hexapoden näher als den Crustaceen stehen"; sie "haben auch mit den Limuliden viele Charaktere gemeinschaftlich".

OUDEMANS 1886 hält die Pantopoden für eine selbständige Gruppe.

LANG 1889: "Die Pantopoden scheinen innerhalb der Arthropoden eine ganz isolirte Stellung einzunehmen. Bei dem Mangel einer typischen Nauplius- oder Zoëalarve fehlt die Berechtigung, sie in die Nähe der Krebse zu stellen, und auch zu andern Arthropodenklassen lassen sich keine sicheren Beziehungen nachweisen."

MORGAN 1890 und 1891 hat speziell die Embryologie der Pantopoden studiert, die nach seiner Meinung Verwandtschaft zwischen den Pantopoden und den Arachnoiden beweist. Diese Ansicht stützt MORGAN hauptsächlich mit folgenden 6 Gründen: 1) Das Entoderm bei beiden Gruppen werde durch multipoläre Delamination gebildet. 2) Bei den Pantopoden gebe es wahrscheinlich ein Gegenstück zu dem "Cumulus primitivus" der Spinnen. 3) Die Körperhöhle stimme bei beiden Gruppen überein. 4) Beide Gruppen haben Darmdivertikel in den Extremitäten und diese Darmdivertikel enthalten Dotterkörner sowohl bei den

Pantopoden- als bei den Arachnoidenembryonen. 5) Das Vorkommen und der Bau der Cheliceren. 6) Der in der Hauptsache bei Pantopoden und Arachnoiden übereinstimmende Bau des Auges.

Dagegen macht Morgan keine bestimmten Versuche die Extremitäten der Pantopoden und der Arachnoiden zu homologisieren. Die Lage der Geschlechtsöffnungen der Pantopoden ist vermutlich sekundär und irgendwelche Mutmassungen über Mehrzahl und Paarigkeit dieser Geschlechtsöffnungen kann man nach Morgans Ansicht nicht machen, bevor die Entwicklung derselben bekannt ist. Möglicherweise habe die Paarigkeit und die Mehrzahl ihren Grund darin, dass die Geschlechtsorgane sekundär zum Teil nach den Beinen verlegt worden seien.

Die Pantopodenlarve ist nach Morgan ziemlich rezent und deutet (ausser einer gewissen äusseren Ähnlichkeit mit dem Nauplius) durchaus nicht auf die Trochophora oder den Nauplius hin. Hier fasst Morgan seine Ansichten von der Phylogenie der Pantopoden zusammen: "... a study of the early stages of the embryology has brought to light certain facts which for me point decidedly toward a community of descent between Arachnids and Pycnogonids. The latter show undoubted traces of degeneration, and we cannot derive them from any existing animals. But I believe the Pycnogonids and the Arachnids have come down along the same line, or, in the other words, have had ancestors in common long after those ancestors came from Annelid-like forefathers."

Sars 1891 lässt die Pantopoden eine besondere Klasse bilden, wozu er durch Dohrns und Hoeks Arbeiten veranlasst wird.

Korschelt und Heider 1891. Der Hauptsache nach stimmt die in dem Lehrbuch vertretene Auffassung mit derjenigen Dohrns überein, aber sie betont, dass gewisse Ähnlichkeiten zwischen der Entwicklung der Pantopoden und der Arachnoiden vorhanden seien, obwohl diese Ähnlichkeiten nicht ausreichend scheinen, um Schlussfolgerungen über die Verwandtschaft der beiden Gruppen zu gestatten.

Die Arachnoiden sollen grössere Ähnlichkeit mit Xiphosuren als mit Pantopoden aufweisen, und der vielleicht am schwersten wiegende Grund gegen eine Verwandtschaft zwischen Pantopoden und Arachnoiden besteht darin, dass die Pantopoden nicht dieselbe Extremitätenanzahl, wie die Arachnoiden, haben.

Es lässt sich auch keine Verwandtschaft zwischen Pantopoden und den übrigen Arthropoden nachweisen und: "Das Resultat von alledem ist, dass man auch heute noch nicht die Stellung der Pantopoden einigermassen sicher zu präcisiren vermag".

Die Protonymphonlarve wird hauptsächlich in derselben Weise, wie von Dohrn, gedeutet.

Gaubert 1892 schreibt ohne nähere Motivierung, dass die Beine der Pantopoden denjenigen der Arachnoiden am meisten gleichen.

Jourdain 1892 zieht einige sehr oberflächliche Vergleiche zwischen Protonymphon und der sechsbeinigen Arachnoidenlarve und zwischen Protonymphon und Nauplius und kommt zu dem Resultat, dass die Charaktere des Protonymphons darauf deuten, dass die Pantopoden näher mit Arachnoiden als mit Crustaceen verwandt seien.

Kingsley 1893 führt die Pantopoden zu den Gruppen unter den Arthropoden, deren systematische Stellung ungewiss ist, obwohl er der Ansicht ist, Morgan habe gezeigt, dass Characteristica für die Pantopoden nur unter den Arachnoiden Parallelen finden können.

Ihle 1898 sucht glaubhaft zu machen, dass die Pantopoden eine selbständige Klasse unter den Tracheaten bilden und direkt von den Myriapoden herstammen. Eine Verwandtschaft mit Arachnoiden oder Crustaceen ist unmöglich. Ihles Aufsatz wimmelt von Irrtümern.

Meinert 1898 meint, dass die Pantopoden von den übrigen stark abweichende Arachnoiden seien, die sich dem Leben im Meere angepasst haben. Dass sie Arachnoiden sein sollen, findet unter anderem eine Stütze darin, dass der Schnabel nach Meinert mit dem Schnabel bei den Arachnoiden, die einen solchen besitzen, homolog ist, und weil auch die Pantopoden Cheliceren mit einer Drüse haben, die wahrscheinlich mit der Giftdrüse in den Cheliceren der Arachnoiden homolog ist. Da Meinert nicht der Meinung ist, dass Palpen und Eierträger den abgeworfenen p^4 und p^5 entsprechen, legt er den Pantopoden weitere zwei Extremitätenpaare bei.

Meinert meint, die erwachsenen Pantopoden entsprechen mit Ausnahme des Schnabels dem Abdomen der Arachnoiden; er homologisiert so die vier Gangbeinpaare mit den rudimentären, embryonalen Abdominalbeinpaaren der Arachnoiden. Der Mangel an besonders entwickelten Atmungsorganen deutet nach seiner Meinung darauf, dass die Pantopoden sich aus niedrig stehenden, larvenähnlichen Formen entwickelt haben.

Meisenheimer 1902. Seine auf embryologischen Studien basierte Auffassung geht dahin, dass Pantopoden und Crustaceen von gemeinsamen Ahnen herstammen, sich dann aber getrennt haben, wobei beide ihre eigenen Wege eingeschlagen haben. Jedenfalls stehen die Pantopoden den Crustaceen viel näher, als Arachnoiden und Tracheaten.

Er vergleicht die Organsysteme des Protonymphon und des Nauplius eingehend und fährt darauf fort: "Wir haben hiermit so ziemlich sämmtliche Organe der Protonymphonlarve mit den entsprechenden Theilen der Nauplius larve verglichen und überall theils grösste Uebereinstimmung, theils mehr oder minder nahe Berührungspunkte gefunden. Die Differenzen beider Larvenformen bestehen im Wesentlichen in der Umbildung früher gemeinsamer Organsysteme oder in der durch die verschiedene Lebensweise bedingten Neuerwerbung besonderer Organe."

Auch zieht Meisenheimer einen Vergleich zwischen Pantopoden und Arachnoiden und wendet sich in mehreren wichtigen Punkten gegen

Morgan und andere, welche der Meinung waren, dass diese beiden Gruppen in mehr oder weniger nahem Zusammenhang mit einander gestanden haben.

Er präzisiert seine Auffassung von der Phylogenie der Pantopoden, indem er sich in folgender Weise über die gemeinsame Abstammung der Pantopoden und der Crustaceen äussert: "Von gemeinsamen Vorfahren übernommen haben wohl beide die Verhältnisse des Nervensystems, d. h. ein oberes Schlundganglion und den aus einer Reihe postoraler Ganglien bestehenden Bauchstrang, weiter die Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes und endlich wahrscheinlich Cölom und Nephridien. Auf der zweiten, noch gemeinsamen Ahnenstufe erworben und auf die noch gemeinsame Larvenform zurückverlegt haben sie die Grundzüge des Bildungsprozesses der Primitivanlagen, die Ausbildung der Beindrüsen und des unpaaren Medianauges, die Auflösung des Cöloms, weiter hier die Rumpfsegmente der Larve auf die Zahl drei fixiert. Nun kam der Zeitpunkt, wo beide Formenkreise sich trennten, wo mit veränderter Lebensweise beide früher Gemeinsames verschieden ausbildeten, neue Eigenthümlichkeiten erwarben und sekundär auch dem Bau ihrer Larve einfügten . . ."

Carpenter 1903 hält die Pantopoden — auf Grund der Segmentierungsverhältnisse — für eine "aberant order of Arachnida", welche, wie auch Merostomata und Xiphosura von den Prototrilobiten herstammen. Doch betont er, dass noch ein gewisser Streit über die Segmentanzahl des "Kopfes" und die Anzahl hier ursprünglich angelegter Extremitäten bei den Arachnoiden herrscht.

Lankester 1904 führt die Pantopoden zu "Class Arachnida. Grade Nomomeristica, subclass I"; d. h., sie werden in Lankesters System zwischen Trilobiten und Xiphosura + Gigantostraca placiert. In der Charakteristik über die Arachnoidenklasse heisst es: "Class Arachnida. — Euarthropoda having two prosthomeres (somites which have passed from a post-oral to a praeoral position), the appendages of the first represented by eyes, of the second by solitary rami which are rarely antenniform, more usually chelate. In the most highly developed froms the two anterior divisions (tagmata) of the body, prosoma and mesosoma, each exhibit six pairs of limbs, pediform and platelike respectively, whilst the metastoma consists of six limbless somites and a post-anal spine . . ."

Lankester hält die Pantopoden für "Arachnids in which the somites corresponding to mesosoma and metasoma have entirely aborted. The seventh leg-bearing somite (the pre-genital rudimentary somite of Euarachnida) is present, and has its leg-like appendages fully developed."

Cole 1905 findet die Kenntnis von den Pantopoden noch nicht der Art, dass man ihre Phylogenie klarlegen kann und, nachdem er den

Streit einiger moderneren Verfasser über diesen Gegenstand kurz relatiert hat, erklärt er, die Naturforscher seien einer einheitlichen Beantwortung dieser Frage keinen Schritt näher gekommen.

Handlirsch 1905 und 1906 betrachtet die Pantopoden als eine selbständige Gruppe. Er schreibt (1906): "... Dass auch die Pantopoden, welche man ihrer geringen Extremitätenzahl wegen oft mit der Arachnidenreihe in Beziehung gebracht hat, eine ganz selbständige, aus polypoden, mit vielen Nephridien versehenen Formen entsprungene Reihe vorstellen, bei welcher die Spezialisierung in einer übermässigen Entwicklung der Beine auf Kosten des Körpers zum Ausdrucke kommt, unterliegt kaum einem Zweifel. Für die Ableitung von solchen Formen spricht der Umstand, dass bei Pantopodenweibchen die Genitalien paarig an den Hüftgliedern der vier letzten Beinpaare ausmünden. Nachdem es auch bei Trilobiten Formen mit wenigen Segmenten und mit sehr schmalem Körper gibt, erscheint mir eine Abstammung der Pantopoden von solchen Formen nicht unmöglich und ich rechne sicher darauf, dass sich mit der Zeit auch hier fossile Zwischenformen finden werden."

Nach Handlirsch soll die hypothetische Urform der Arthropoden einen Kopf mit sechs Segmenten, einfache Antennen am zweiten Segment und wahrscheinlich ein Paar Spaltfüsse an jedem der folgenden vier Segmente gehabt haben. An den Seiten des Kopfes zusammengesetzte, sog. Facettenaugen. Der Körper homonom segmentiert, Thorax und Abdomen nicht differenziiert und die Segmentanzahl nicht konstant. Jedes Segment mit Ausnahme des letzten (Telson) mit einem Spaltfusspaar gleich denjenigen, die noch heute bei vielen Crustaceen zu finden sind. Diese Urform habe im Meere gelebt und die Beine, oder gewisse Beinanhänge haben als Respirationsorgane gedient. Alle Segmente seien mit Nephridien versehen gewesen, die zum Teil auch zur Ausführung der Geschlechtsprodukte verwendet worden seien.

"Die primäre Larvenform dieser Urformen war jedenfalls oligomer, ähnlich wie heute noch bei tieferstehenden Crustaceen, Progoneaten, Pantopoden etc. und wie bei Anneliden."

Diese hypothetische Urform stimmt im wesentlichen mit Trilobiten überein, von welchen Handlirsch direkt, aber als eigene Stämme, die sämtlichen Arthropoden mit Ausnahme der "Malacopoda" ableitet.

Schimkewitsch 1906 sucht die Pantopoden von den "Mesomeren" Würmern (Dinophilus) abzuleiten, aus welchen sie sich selbständig entwickelt haben. Er konstruiert auch eine hypothetische Stammform, die er "Oronymphon" nennt.

Sokolow 1911 vermutet, auf Grund ihres primitiven Augenbaues, dass die Pantopoden eine selbständige Gruppe bilden, die älter sei als die Arachnoiden. Gewisse Ähnlichkeiten zwischen Pantopoden- und Arachnoidenaugen können jedoch nicht in Abrede gestellt werden.

Bouvier 1913 folgt hauptsächlich Lankester, indem er meint dass die Pantopoden eine besondere Klasse unter den Arachnoiden bilden, aber er hält sie für sehr primitive Formen und nicht degeneriert, wie es Lankester für das wahrscheinlichste hielt. Bouvier schreibt u. a.: "... je considère les Pycnogonides comme appartenant à la grande classe des Arachnides, qui se distingue essentiellement des Crustacées par la présence, chez l'adulte, d'une seule paire d'appendices prébuccaux".

Dogiel 1913. Dieses ist die unverhältnismässig grösste und ausführlichste Arbeit, die über die Embryologie der Pantopoden veröffentlicht worden ist. Dogiels Beobachtungen über die frühesten Entwicklungsstadien kontrastieren teilweise mit denjenigen Morgans und Meisenheimers, aber ebenso wie letzterer meint Dogiel, dass sie eine sehr grosse Übereinstimmung mit entsprechenden Entwicklungsstadien der Entomostraken zeigen. Er räumt aber auch einige Ähnlichkeiten mit der Entwicklung der Arachnoiden ein, wie die Anlage des Nervensystems und die Ventralorgane, hält aber im übrigen die Unterschiede zwischen der Entwicklung von Pantopoden und Arachnoiden für so gross, dass alle Annahmen einer etwaigen Verbindung zwischen diesen beiden Gruppen als endgültig widerlegt angesehen werden müssen.

Er beschreibt, das Protonymphonstadium, das er als besonders charakteristisch für die Pantopoden ansieht. "Erstens stellt die sechsfüssige Larve die fundamentale, primäre Larvenform der Pantopoden dar. Hierfür spricht nicht nur ihre weite Verbreitung bei verschiedenen Vertretern der Pantopoden, sondern auch die aussergewöhnliche anatomische Uebereinstimmung der Larven verschiedener Gattungen und Arten; letztere findet ihren Ausdruck in der Anzahl von excretorischen Zellen und in der Anordnung der Hautdrüsen, abgesehen von andern, leicht erkennbaren Merkmalen..."

"Die Vergleichung mit dem Nauplius wird von Meisenheimer sehr gut durchgeführt..."

In bezug auf die postembryonale Metamorphose schreibt Dogiel unter anderem: "Der allgemeine Verlauf der Metamorphose gestattet uns zu bemerken, dass trotz der überaus grossen Uebereinstimmung in ihrem Anfangsstadium (d. h. der sechsfüssigen Larve) die späteren Stadien der Verwandlung bei den verschiedenen Formen durchaus nicht übereinstimmen".

Die Auffassung von der Phylogenie der Pantopoden, welche Dogiels Untersuchungen ihm gewährt haben, hebt er folgendermassen hervor: "Eine grosse und mannigfaltige Uebereinstimmung zwischen der Entwicklung der Pantopoden und derjenigen der Entomostraken lässt sich nicht leugnen; sie tritt in einer ganzen Reihe von Merkmalen zu Tage. Man wird aber gleichzeitig auch auf einige wesentliche Züge im Bau der Pantopoden hinweisen müssen, welche sich in keiner Weise mit der Organisation der Crustaceen vergleichen lassen. Der Schnabel und die

Einästigkeit der Extremitäten legt ein gewichtiges Zeugnis ab gegen eine nahe Verwandtschaft mit den Crustaceen. Die zweiästige Extremität wird bei den Krebsen überall angetroffen, bis zu deren höchststehenden Vertretern; dieses Merkmal wird weder durch die Lebensweise, noch durch partielle Unterdrückung der Metamorphose verwischt (viele Decapoda Macrura). Bei den Pantopoden können dagegen nicht die geringsten Hinweise auf einen früheren zweiästigen Charakter der Beine angeführt werden.

Aus diesem Grunde ist es wohl am richtigsten, die Pantopoden und die Crustaceen als zwei gleichwertige Klassen der Arthropoden anzusehen, welche von einer Gruppe der Anneliden divergieren. Wo sich aber der Ausgangspunkt der Divergenz befindet, ob unter den Anneliden selbst, oder höher, in einer Gruppe irgendwelcher hypothetischer Protostraca, lässt sich schwer entscheiden."

Zusammenfassung der Historik.

Aus dem Angeführten geht hervor, eine wie geringe Übereinstimmung über die Phylogenie der Pantopoden noch unter den Forschern herrscht. Die verschiedenen Ansichten drehen sich jetzt, wie früher, hauptsächlich um drei Punkte, nämlich, ob die Pantopoden näher mit den Crustaceen, oder näher mit den Arachnoiden verwandt seien, oder endlich ob sie eine völlig selbständige Stellung im Arthropodensystem einnehmen. Wenn es galt dies zu entscheiden, haben embryologische Beobachtungen am schwersten ins Gewicht fallen müssen und die grösste Bedeutung ist dabei dem sogenannten Protonymphon der Pantopoden zuerkannt worden.

Morgan, Meisenheimer und Dogiel haben die umfangreichsten Untersuchungen über die früheren Entwicklungsstadien ausgeführt und dabei sind diese drei Forscher zu verschiedenen Resultaten gekommen, nicht nur in Einzelheiten, sondern sogar in bezug auf mehrere wichtige, direkte Beobachtungen. Ob der Grund hiervon ausschliesslich in der Konservierung des Materials und anderen technischen Verhältnissen zu suchen ist, darüber kann ich nur Vermutungen hegen, aber es scheint mir, als ob gewisse vorgefasste Ansichten bei der Deutung einiger Beobachtungen mitgewirkt haben, besonders bei Meisenheimer und in gewissem Grade, wenngleich bedeutend weniger, auch für Dogiel.

Was das Studium von (meistens) postembryonalen Stadien in der Pantopodenentwicklung, und zwar vor allem das Protonymphonstadium betrifft, so sind, ausser den Arbeiten der eben erwähnten drei Forscher, zu allererst diejenigen Dohrns und Hoeks zu erwähnen, welche einen besonderen Rangplatz in der Pantopodenliteratur einnehmen. Die Schriften dieser fünf Forscher, die die drei verschiedenen Hauptgesichtspunkte

der Phylogenie der Pantopoden repräsentieren, haben gleichwohl einen bedeutungsvollen Zug gemeinsam (übrigens auch mit sämtlichen späteren Forschern); sie sind alle der Ansicht, das Protonymphon habe dieselbe Segment- und Extremitätenanzahl, wie der Nauplius (wenn man davon absieht, dass die Anlage zum nächsten Segment nach p^5 beobachtet werden kann). Besonders Hoek, Meisenheimer und Dogiel sprechen sich dahin aus, dass das Protonymphon eine primäre Larvenform sei, die in der ontogenetischen Entwicklung der Pantopoden etwa dieselbe Bedeutung habe, wie der Nauplius in derjenigen der Crustaceen.

Sind mehrere Forscher — hauptsächlich durch den Vergleich Protonymphon-Nauplius — der Meinung gewesen, dass die Ontogenese der Pantopoden nähere Übereinstimmung mit der der Crustaceen aufweise, so haben wohl die an Imagines gemachten Beobachtungen eher eine Neigung hervorgerufen, die Pantopoden mit Arachnoiden anstatt mit Crustaceen zusammenzustellen. Aber im allgemeinen hat der Schnabel und die Anzahl Extremitätenpaare der Pantopoden den Vergleich zwischen Pantopoden und anderen Arthropoden im höchsten Grade erschwert.

Als eine Zusammenfassung der Literaturübersicht kann man sagen, dass bisher keine so entscheidenden Tatsachen vorgelegt worden sind, dass sie das Rätsel lösen könnten, das uns die Phylogenie der Pantopoden aufgegeben hat.

Kritik und Ergebnisse.

Das alte Problem, ob die Pantopoden Crustaceen oder Arachnoiden seien oder als eine völlig selbständige Gruppe angesehen werden müssen, hoffe ich indessen ist durch meine im ersten und zweiten Kapitel mitgeteilten Untersuchungsresultate definitiv gelöst worden, wenigstens insofern als dadurch erwiesen ist, dass die Pantopoden nicht näher mit den Crustaceen verwandt sind und auch nicht als eine besondere Gruppe angesehen werden können, welcher verwandtschaftliche Beziehungen mit irgend einer der übrigen Arthropodengruppen fehlen. Aus dem zweiten Kapitel ging nämlich hervor, dass die rezenten Arthropoden (ausgen. Onychophora) in zwei grosse Hauptabteilungen – Cheliceraten und Mandibulaten — zerfallen und dass die Pantopoden Cheliceraten sind.

Aus dem Umstand, dass die Pantopoden Cheliceraten sind, geht ja hervor, dass die systematische Stellung der Pantopoden relativ präzisiert ist und dass das Gebiet für weitere Untersuchungen ihrer Phylogenie recht begrenzt worden ist.

Unhaltbarkeit früherer Ansichten über die Homologien zwischen Protonymphon und Nauplius sowie der daraus gezogene Schlussfolgerungen in bezug auf die Verwandtschaft der Pantopoden mit den Crustaceen.

Was die von verschiedenen Forschern vermutete Verwandtschaft der Pantopoden mit den Crustaceen anbelangt, so sind die Gründe, die vor allem für eine solche Relation sprechen würden, hauptsächlich aus Vergleichen zwischen Protonymphon und Nauplius entnommen. Auf Grund der mangelnden Kenntnis von der Segmentanzahl des Protonymphons und der damit zusammenhängenden irrtümlichen Auffassung von der ganzen Organisation der Larvenform ist dem Protonymphon oft genug eine unglückliche Rolle zugeteilt worden, wenn es sich darum handelte die Verwandtschaftsverhältnisse der Pantopoden klarzulegen.

Meisenheimer z. B. hat zwischen so gut wie sämtlichen Organen des Protonymphons und des Nauplius Übereinstimmungen gefunden, und hat die Extremitätendrüsen der beiden Larvenformen homologisiert. Dogiel hat behauptet, diese vielen von Meisenheimer gefundenen Übereinstimmungen des weiteren um mehrere Tatsachen vermehren zu können.

Beleuchtend für die Auffassung vom Protonymphon ist folgendes Zitat aus Meisenheimers Arbeit, das unleugbar von recht grossem Interesse ist: "Besonderes Interesse verdient sodann ein Vergleich des Nervensystems beider Larvenformen. Die Uebereinstimmung ist auch hier eine vollkommene, wenn man das Ganglion der ersten Antenne bei den Krebsen als ursprünglich postoral gelegen auffasst. Während Claus dasselbe durchaus als einen präoralen Gehirnabschnitt aufgefasst wissen will, hat sich die Mehrzahl der jüngeren Forscher wohl der von Ray Lankester am energischsten vertretenen Ansicht angeschlossen, wonach das Ganglion der ersten Antenne ein ursprüngliches Rumpfsegment darstellt, welches sich erst sekundär als Deutocerebrum dem allein präoralen Protocerebrum anschloss, ganz entsprechend also dem bei der Pantopodenlarve sich abspielenden Vorgange. Wir würden also dann das obere Schlundganglion der Pantopoden dem Protocerebrum der Krebse gleich zu setzen haben, das erste Bauchganglion dem Deutocerebrum, das zweite Bauchganglion dem Tritocerebrum u. s. f. Nur die Verteilung der Ganglien im Einzelnen würde eine etwas andere sein, indem bei den Pantopoden stets nur ein Bauchganglion in das Gehirn einbezogen wird, zweites und drittes dagegen konstant zu einem einheitlichen unteren Schlundganglion verschmelzen, Verhältnisse, wie wir sie in weit stärkerer Ausbildung bei dem Arachnoidenstamme ausgeprägt finden."

Wie vollständig falsch Meisenheimers Homologisierungsversuche tatsächlich sind, das geht vielleicht am besten aus dem folgenden Schema über die Homologie der Körpersegmente bei Protonymphon und Nauplius hervor.

Homologien der Körpersegmente von Protonymphon und Nauplius

A.

Protonymphon		Nauplius
Ursprünglich präorale Körperabteilung	Vorderhirnsegment; mit Augen aber ohne Antennen	Augensegment
		1. Antennalsegment
Ursprünglich postorale Segmente	1:es Segment = Rostral- und Oberlippensegment	1:es Segment = 2. Antennal- und Oberlippensegment
	2:es Segment = Cheliceralsegment	2:es Segment = Mandibularsegment
	3:es Segment = Pedipalpensegment	
	4:es Segment = Palpensegment	
	5:es Segment = Eierträgersegment	

B.

Protonymphon	Nauplius
Vorderhirnsegment; mit Augen aber ohne Antennen	Augensegment
	1. Antennalsegment
1:es Segment = Rostral- und Oberlippensegment	1:es Segment 2. Antennal- und Oberlippensegment
2:es Segment = Cheliceralsegment	2:es Segment Mandibularsegment
3:es Segment = Pedipalpensegment	
4:es Segment = Palpensegment	
5:es Segment = Eierträgersegment	

Auf diesem Schema zeigt *A* die Konsequenz von MEISENHEIMERS Homologisierungen und *B* welche ursprünglich präoralen Körperteile und ursprünglich postoralen Segmente, nach meiner Meinung, sich bei den beiden Larvenformen tatsächlich entsprechen. Am Schluss des zweiten Kapitels wurde die Segmentanzahl der Pantopoden erörtert, und im Zusammenhang damit wurde auch nachgewiesen, aus welchen Segmenten das Protonymphon zusammengesetzt ist.

Also, trotzdem MEISENHEIMER und DOGIEL so ganz verschiedene Körperteile bei Protonymphon und Nauplius homologisiert haben, haben sie dennoch eine Menge Übereinstimmungen zwischen denselben gefunden.

Diese durchaus fehlerhaften Homologisierungen haben zur Folge, dass die Resultate der bisher an Entwicklungsstadien von Pantopoden ausgeführten, vergleichenden embryologischen Untersuchungen ebenfalls irrtümlich sind.

Die eben erwähnten beiden Embryologen haben eine mannigfaltige Anzahl Übereinstimmungen von Einzelheiten zwischen Protonymphon und Nauplius gefunden, wie z. B. zwischen den Extremitätendrüsen der beiden Larvenformen. Da diese Drüsen jedoch Segmenten angehören, die sich durchaus nicht entsprechen, ist es wohl demnach in diesen Fällen höchst wahrscheinlich, dass die Übereinstimmungen zwischen ihnen nicht so gross sind wie MEISENHEIMER und DOGIEL geglaubt haben.

MEISENHEIMER hat auch das zweite Oesophagealganglion der Pantopodenlarven als eine Schnabeldrüse beschrieben. Diese letzteren Verhältnisse beweisen, dass die histologischen Bilder, die bisher von den verschiedenen Organen aus den früheren Entwicklungsstadien der Pantopoden erhalten werden konnten, in vielen Fällen sehr unklar und schwer zu deuten gewesen sein müssen und vermutlich wenigstens zum Teil irrtümlich gedeutet worden sind und dass demnach noch manches erübrigt, bevor gewisse Teile der Embryonalentwicklung der Pantopoden als hinreichend bekannt angesehen werden können.

Was weiss man von einer eventuell gemeinsamen Abstammung der Cheliceraten und Mandibulaten?

Im zweiten Kapitel wurde auf einige wichtige Charakteristica hingewiesen, welche Cheliceraten und Mandibulaten trennten, und, obwohl dabei durchaus nicht alle Unterschiede zwischen diesen Abteilungen in bezug auf Nervensystem und Extremitäten angeführt wurden — der für die rezenten und die meisten ausgestorbenen Cheliceraten, wenigstens in den Larvenstadien, wie bekannt, besonders typische und durchweg gleichartige Bau der Cheliceren wurde z. B. nur beiläufig hervorgehoben, weil den Limulaven (siehe unten) Cheliceren fehlen — so müssen dennoch die

hervorgehobenen Unterschiede zwischen Cheliceraten und Mandibulaten als so wesentlich angesehen werden, dass sie die Aufstellung dieser zwei Arthropodenabteilungen nötig machen.

Die zu den Mandibulaten gehörenden Gruppen müssen meines Erachtens eine gemeinsame Abstammung haben, denn die hier für diese Gruppen gegebenen, wichtigen, ersten 5 Charakteristica sind sämtlichen Mandibulaten gemeinsam, seien es nun terrestrische, marine- oder Süsswasserformen — doch mit einer einzigen Ausnahme, die die Tritocerebralkommissuren der Chilopoden betrifft.

Das, was in diesem Zusammenhang von den Mandibulaten gesagt worden ist, gilt mutatis mutandis auch von den Cheliceraten. Die für die Cheliceraten speziell kennzeichnenden Merkmale sind nämlich gleichfalls für sowohl terrestrische, als auch marine und Süsswasserformen gemeinsam und können daher ebensowenig als durch eine Konvergenz entstanden angesehen werden, wie man dies von den Merkmalen der Mandibulaten annehmen könnte. Die drei zu den Cheliceraten gehörenden Arthropodengruppen, Merostomata, Arachnoidea und Pantopoda, müssen daher, ganz naturgemäss wie mir scheint, eine gemeinsame Abstammung haben.

Der Name "Chelicerata" ist ja nicht neu, sondern schon früher als gemeinsame Bezeichnung für Merostomata + Arachnoidea verwendet worden, von deren Cheliceren man annahm, dass sie den Antennen der übrigen Arthropoden (= Antennaten) entsprechen, eine Auffassung, die übrigens noch in den modernsten Lehrbüchern, z. B. in der jüngsten, 1917 erschienenen Auflage von Claus-Grobbens Lehrbuch der Zoologie, beibehalten ist.

Da die Pantopoden Cheliceraten sind, interessiert es mich zurzeit am meisten zu versuchen über die Phylogenie der Cheliceraten Klarheit zu gewinnen.

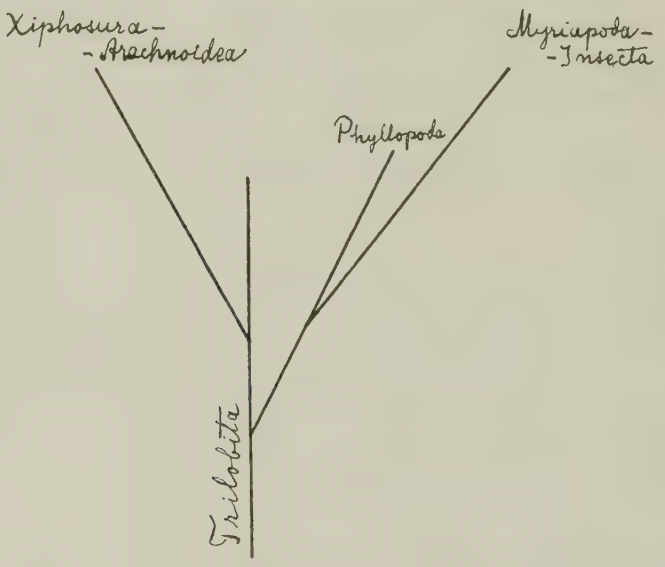
Ist eine Möglichkeit dazu vorhanden?

Für meine Problemstellung ist es durchaus nicht notwendig, in diesem Zusammenhang auf die ganze grosse Literatur näher einzugehen, welche die diesbezüglichen Fragen behandelt; ich lasse es dabei bewenden diese zu diskutieren, nachdem ich nur einige der jüngsten, bedeutenderen Arbeiten auf dem Gebiete und zwar vor allem diejenige Holmgrens vorerst berücksichtigt habe.

Holmgren (1916) hat versucht den Stammbaum der Arthropoden auszuarbeiten und ist dabei u. a. zu dem Resultat gekommen, dass, obwohl die Xiphosuren und die niedrigsten Crustaceen einige auf Verwandtschaft deutende, gemeinsame Charaktere haben, die Xiphosuren nicht von den Crustaceen und die Crustaceen nicht von den Xiphosuren abgeleitet werden können. Daher, schreibt Holmgren, bleibt nur die Möglichkeit übrig, beide Gruppen von einer gemeinsamen Stammgruppe abzuleiten.

Eine solche Stammgruppe bilden nach HOLMGRENS Meinung die Trilobiten (siehe Schema 1) und in bezug auf die Verwandtschaft der Xiphosuren mit denselben schreibt er: "Die Bauverhältnisse der Trilobiten sind nun solche, dass die Xiphosuren von dieser Gruppe hervorgegangen sein können, ja sogar müssen". Für die Richtigkeit dieser Behauptung verweist HOLMGREN auf die 1914 herausgegebene Arbeit KASSIANOWS über die Limulustheorie.

Über die Verwandtschaft der Crustaceen mit den Trilobiten sagt HOLMGREN u. a.: "Ist es nun möglich, dass auch die Crustaceen Trilobitenabkömmlinge sein können? Dabei können die Gehirne uns wenig sagen, indem diejenigen der Trilobiten ja unbekannt sind. Unter



Schema 1, über die Abstammung von Xiphosuren und Phyllopoden von den Trilobiten, nach HOLMGREN.

der Voraussetzung, dass die Xiphosuren von Trilobiten stammen, müssen den letzteren normal entwickelte Globuli und Stiele zugeschrieben werden. Von solchen können durch Rückbildung die rudimentären Globuli und der Globularapparat der Crustaceen entstanden gewesen sein. Eine Umkehrung der Phylogenese ist hier nicht erlaubt, denn solche Globuliverhältnisse, welche den Triboliten zugeschrieben werden müssen, können nicht von Crustaceenähnlichen hergeleitet werden. Bestätigt wird die oben dargestellte Ableitung dadurch, dass die Triboliten I. Antennen besassen, was sie mehr Crustaceen-ähnlich macht. Kommen hierzu die übrigen Ähnlichkeiten zwischen Phyllopoden und Trilobiten, z. B. die Gnathocoxen und die Spaltfüsse, so ist die Verwandtschaft der beiden Gruppen hier hinreichend motiviert..."

Sind indessen gewisse der allerwichtigsten Ausgangspunkte für die Vergleichungen Trilobita-Xiphosura oder Trilobita-Crustacea von einer solchen unzweideutigen Beschaffenheit, dass man überhaupt berechtigt ist sich bei einer Stammbaumkonstruktion derselben zu bedienen?

Dies scheint mir durchaus nicht der Fall zu sein!

Was vor Walcotts (1911, 1912) ausserordentlich interessanten Funden von kambrischen Merostomaten vielleicht vor allem den Vergleich zwischen Trilobiten und Merostomaten und auch zwischen Crustaceen und Merostomaten erschwert hat, war der Umstand, dass den Merostomaten Antennen fehlten. Die zur Ordnung Limulava Walcott gehörenden kambrischen Merostomaten haben jedoch Antennen, Cheliceren aber fehlen ihnen.

Kassianow — auf welchen Holmgren, wie oben gesagt, für den Beweis hingewiesen hat, dass die Xiphosuren von den Trilobiten hergeleitet werden müssen — schreibt über die Limulaven u. a.: "Die ältesten Merostomen, welche neuerdings von Walcott entdeckt sind, haben anstatt der Cheliceren Antennen wie die Trilobiten". Kassianow sagt an einer anderen Stelle in seiner Arbeit, dass die kambrischen Merostomen Antennen wie die Trilobiten und ausserdem eine mit der der Trilobiten übereinstimmende Anzahl cephalothoracale Extremitätenpaare haben.

Kassianows Meinung ist offenbar die, dass die Antennen der Limulaven den Cheliceren der übrigen Merostomaten, den Antennen der Trilobiten und den I. Antennen der Crustaceen entsprechen.

Eigentümlich scheint es mir dann, dass Holmgren ohne weiteres auf Kassianows Darstellung der Relation verweist, in welcher die Xiphosuren zu den Trilobiten stehen sollten. Holmgren meint ja, wie oben zitiert, dass die Trilobiten I. Antennen haben in Übereinstimmung mit den Crustaceen, aber Holmgren hat selbst die Cheliceren von Limulus, nicht mit den I. Antennen der Crustaceen, sondern mit den 2. Antennen derselben homologisiert.

Nach dem, was ich im zweiten Kapitel gezeigt habe, entsprechen indessen die Cheliceren der Cheliceraten den Mandibeln der Mandibulaten. Die Konsequenzen dieser Vergleiche, die darin resultieren, dass die Cheliceren nicht den I. Antennen der Crustaceen entsprechen, sind ja die allerbedeutungsvollsten und liegen klar am Tage. Denn, würde es sich herausstellen, dass die Antennen der Trilobiten den I. Antennen der Crustaceen entsprechen, so können sie nicht den Antennen der Limulaven entsprechen, und dann können auch die cephalothoracalen Extremitätenpaare der Trilobiten nicht denen der Limulaven entsprechen. Würden indessen die Antennen der Trilobiten denjenigen der Limulaven entsprechen, ja, dann können sie nicht mit den I. Antennen der Crustaceen homolog sein und dann können auch die cephalothoracalen Extremitätenpaare der Trilobiten und Crustaceen einander nicht entsprechen.

Was daher diesem Teil des von Holmgren konstruierten Arthropodenstammbaumes betrifft, so ist er wenigstens insofern unrichtig, als Cheliceraten und Mandibulaten nicht *beide* von Trilobiten herstammen. Erst wenn der Charakter der Antennen und der cephalothoracalen Extremitätenpaare der Trilobiten völlig befriedigend ermittelt worden ist, so dass eine sichere Grundlage für eine Homologisierung erreicht ist, wird es sich vermutlich entscheiden lassen, ob die Trilobiten Cheliceraten oder Mandibulaten sind.

Die gemeinsame Stammgruppe der Cheliceraten und der Mandibulaten muss also bei noch ursprünglicheren Formen als den bisher bekannten, ältesten Trilobiten gesucht werden. Ob diese Formen sich unerreichbar für die Wissenschaft zeigen werden oder nicht, muss die Zukunft entscheiden.

Es scheint mir berechtigt zu sein anzunehmen, dass die Arthropoden einen monophyletischen Ursprung haben, oder wenigstens, dass sie von einander sehr nahestehenden Urformen herstammen. Daher ist es ja nur zu erwarten, dass eine ganze Reihe auf Verwandtschaft deutende Ähnlichkeiten zwischen den ursprünglichsten Cheliceraten und den ursprünglichsten Mandibulaten entdeckt worden sind. Ein Stammbaum der Arthropoden würde demnach zeigen, dass die Entwicklungslinien von Cheliceraten und Mandibulaten nach der Basis deutlich konvergieren. So weit kann man seiner Sache gewiss sein, aber einstweilen ist unsere Kenntnis noch allzu mangelhaft, um an einer Stammbaumkonstruktion die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse von Cheliceraten und Mandibulaten zuverlässig präzisieren zu können.

Die Phylogenese der Cheliceraten.

Aus Gründen, welche bereits ein paarmal hervorgehoben wurden, bin ich der Meinung, dass man den sämtlichen rezenten Cheliceraten einen gemeinsamen Ursprung zuschreiben muss. Daraus ergibt sich ja auch, dass diese Cheliceraten unter einander mehr oder weniger nahe verwandt sein müssen und dass also die so genannte Limulustheorie insofern auch durch meine Arbeit bestätigt wird. Aber mit der Tatsache, dass die Pantopoden Cheliceraten sind, stehen sie in einer gewissen Verwandtschaft sowohl mit Merostomaten als Arachnoiden. Dies wird ja von besonders grosser Bedeutung für die Limulustheorie, die demzufolge derartig erweitert werden muss dass sie die gegenseitigen Relationen aller drei Cheliceratengruppen umfasst.

Was nun die Pantopoden anbelangt, so habe ich mein Untersuchungsgebiet hauptsächlich auf Studien ihres Nervensystems und die Schlussfolgerungen betreffend Segment und Extremitätenanzahl etc., zu welchen diese geführt haben, sowie auf Untersuchungen ihrer Augen

beschränkt. Der Grund dieser Beschränkung liegt teils darin, dass die Kenntnis, die ich durch die vorerwähnten Untersuchungen über den Bau der Pantopoden erlangte, für mich ausreichend war, um die Probleme lösen zu können, die mich in erster Linie interessierten. Zum Teil ist die Begrenzung auch davon abhängig, dass mir die übrigen Organsysteme bei den ausgewachsenen Pantopoden relativ besser bekannt scheinen, so dass ich mich, ohne erneuerte Untersuchungen, der Darstellung derselben bedienen konnte, die in einer Anzahl früherer Arbeiten vorliegt.

Welche Stellung die Pantopoden innerhalb der Abteilung Chelicerata einnehmen, dürfte also trotz der Begrenzung meiner eigenen anatomischen Untersuchungen doch befriedigend aufgeklärt werden können.

Die Antwort muss sein, dass sie die am weitesten umgewandelte der drei Cheliceratengruppen bilden, selbst wenn sie möglicherweise gewisse uralte Charaktere besitzen.

Die wichtigsten Beweise, die als Stütze für diese meine Behauptung angeführt werden können, sind folgende:

1) Kassianow u. a. haben gezeigt, dass von den ursprünglicheren und bis zu den mehr umgewandelten Merostomaten und Arachnoiden eine mehr oder weniger augenfällige Tendenz, aus macruren brachyure Formen zu entwickeln, vorhanden ist. Im Vergleich zu den Merostomaten und Skorpionen haben die Pantopoden eine sehr reduzierte Segmentanzahl und gehören zu den brachyuren Cheliceraten.

2) Von einer ganzen Reihe Forscher ist oft die Ähnlichkeit zwischen den primitivsten zu Merostomata, Arachnoidea und selbst Trilobita gehörenden Arthropoden in bezug auf das Vorkommen von Gnathocoxen an einer Mehrzahl lokomotorischer Extremitätenpaare in der Nähe des Mundes nachgewiesen worden. Derartige, mit Gnathocoxen versehene, lokomotorische Extremitätenpaare fehlen bei den Pantopoden vollständig.

3) Die Pantopoden haben einen für dieselben sehr charakteristischen Schnabel entwickelt, der durch Verlängerung und Verschmelzung von Körperteilen entstanden ist, und der mit einer Oberlippe und einem zu Mundteilen umgebildeten Extremitätenpaar versehen ist. Die sämtlichen zum Pantopodenschnabel gehörenden Teile, mit Ausnahme vielleicht der Oberlippe, sind homolog mit Körperteilen bei den niedrigsten Arachnoiden, die bei diesen ein ganz anderes Aussehen haben. Der Schnabel mit seinem eigentümlichen Nervensystem, seiner komplizierten Muskulatur und dem Reusenapparat ist dabei natürlich als ein sekundäres Entwicklungsprodukt anzusehen.

4) Das Fehlen besonders entwickelter Atmungsorgane dürfte mit voller Gewissheit sekundär sein.

5) Die kolossale Entwicklung der Divertikel des Mitteldarmes und das Eindringen derselben in die Extremitäten, z. B. in gewissen Fällen

fast durch die ganze Länge der lokomotorischen Extremitäten, ist ebenfalls offenbar sekundär.

6) Das Eindringen der Geschlechtsorgane in die lokomotorischen Extremitäten und die Lage der Ausführungsöffnungen an letzteren müssen als sekundär angesehen werden.

7) Die Cephalisation des Rostralganglions und des Chelicerenganglions ist bei den Pantopoden etwas weiter vorgeschritten als bei den niedrigsten Arachnoiden (den Skorpionen) — siehe zweites Kapitel.

Die vorstehenden Beweise dürften völlig ausreichend sein, um eine Präzisierung der Stellung der Pantopoden als der am stärksten umgewandelten der Cheliceraten zu motivieren. (Mit Ausnahme möglicherweise von Formen, die infolge einer ausgeprägt parasitischen Lebensweise stark rückgebildet sind.)

Nun bleibt noch die Frage, ob es gelingen kann zu beweisen, dass die Pantopoden mit einer der beiden Gruppen, Merostomata und Arachnoidea, näher verwandt sind.

Dass die Pantopoden mit Recht weder als Merostomaten noch als Arachnoiden anzusehen sind, ist nämlich ganz klar. Dazu sind die Abweichungen von diesen beiden Gruppen allzu gross, z. B. was die Segmentanzahl, Anzahl und Charakter der Extremitätenpaare, Schnabel, Mündungen der Geschlechtsorgane etc. betrifft.

Dagegen zeigen die Pantopoden, wie mir scheint, eine unzweideutige Verwandtschaft mit den Arachnoiden, mit welchen sie gewisse, so gut wie vollständige Übereinstimmungen besitzen. Die wichtigsten dieser Übereinstimmungen, welche zugleich die Pantopoden von den Merostomaten unterscheiden, sind: 1) Die Aufteilung des zentralen Nervensystems in Gehirn, untere Schlundganglienmasse und darauf folgende freie Ganglien. Also Ähnlichkeit mit den Skorpionen. Die untere Ganglienmasse besteht, bei den wenigen bisher untersuchten Pantopoden, freilich nicht aus einer Verschmelzung von ebenso vielen Ganglien, wie in der untere Schlundganglienmasse der Skorpione einbegriffen sind, aber immerhin ist dieser Bau des Pantopodennervensystems dem der Skorpione sehr ähnlich und viel mehr übereinstimmend mit dem Nervensystem der letzteren, als mit dem des Limulus, für dessen Bau ich mir erlaube auf Langs Handbuch zu verweisen. 2) Vielleicht die wichtigste Ähnlichkeit zwischen dem zentralen Nervensystem von Pantopoden und Arachnoiden liegt darin, dass der Bau des Hinterhirns der Hauptsache nach bei den beiden Gruppen identisch ist, während das Hinterhirn des Limulus sich bedeutend schwerer mit demjenigen der Pantopoden und Arachnoiden vergleichen lässt. Die Cephalisation des Hinterhirns ist, wie früher gesagt, nur bei den Pantopoden etwas weiter gegangen, als bei den niedrigsten Arachnoiden, den Skorpionen, mit deren Hinterhirn ich dasjenige der Pantopoden verglichen habe (siehe zweites Kapitel).

3) Die Augen der Pantopoden haben sich, wie im dritten Kapitel dargelegt ist, als von demselben charakteristischen Typus, wie die Nebenaugen der Arachnoiden und insonderheit mit den Seitenaugen der Pedipalpen übereinstimmend erwiesen. Mit diesen letzteren zeigen sie, wie bereits bei dem Vergleich zwischen denselben betont wurde, eine Übereinstimmung nicht nur was das wesentliche betrifft, sondern auch in bezug auf eine ganze Reihe Einzelheiten. — Da die Pedipalpen weit weniger umgebildete Cheliceraten sind als die Pantopoden, dürfte die Lage der Seitenaugen der Pedipalpen als primär im Verhältnis zur Lage der Pantopodenaugen anzusehen sein. Der charakteristische mediane Augenhügel der Pantopoden dürfte daher sekundär durch eine Verschmelzung von zwei Seitenhügeln entstanden sein. — Die Seitenaugen der Merostomaten sind ja, wie bekannt, von diesem Augentypus bedeutend abweichende Komplexaugen.

4) Die Mitteldarmdivertikel bei den Pantopoden finden ja, wie von denjenigen, die sich mit Studien über die Phylogenie der Pantopoden beschäftigt haben, schon oft hervorgehoben wurde, ihr nächstes Gegenstück in ähnlichen Divertikelbildungen bei den Arachnoiden.

5) In Übereinstimmung mit den Arachnoiden und im Gegensatz zu Limulus entbehren die Pantopoden jeglicher Spaltfüsse.

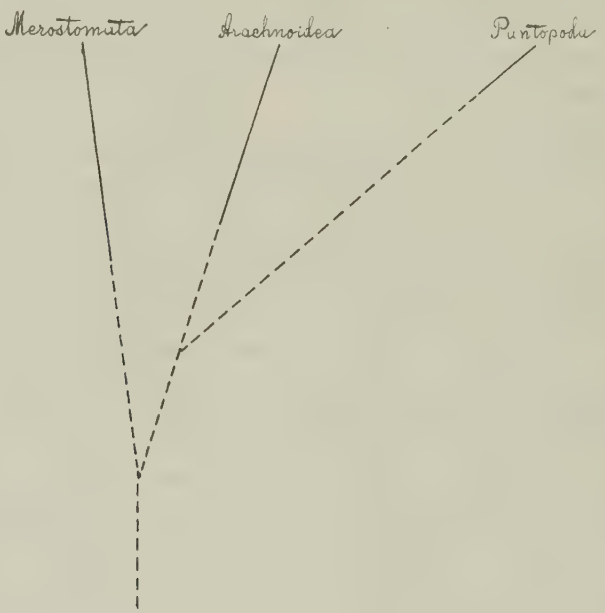
Diese Übereinstimmungen zwischen Pantopoden und Arachnoiden und entsprechende Abweichungen dieser Gruppen von den Merostomaten beweisen, meines Erachtens, dass die Pantopoden mit den Arachnoiden näher verwandt sind, als mit den Merostomaten.

Man muss hierbei besonders darauf Gewicht legen, dass diese, in gewissen Fällen sogar detaillierten Übereinstimmungen zwischen Pantopoden und Arachnoiden tatsächlich existieren, trotzdem die Pantopoden marin und die Arachnoiden terrestrisch sind (abgesehen von gewissen Ausnahmen, welche für diese Beweisführung bedeutungslos sind). Da demnach diese Ähnlichkeiten schwerlich als Konvergenzerscheinungen angesehen werden können, bin ich der Meinung, dass sie auf eine tatsächliche Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gruppen hindeuten. Wären dagegen die Pantopoden näher mit den Merostomaten verwandt gewesen, so müsste man gerade aus dem Verhältnis, dass diese Gruppen beide marin sind, erwartet haben, wenigstens leichter Vergleichungspunkte zwischen Merostomaten und Pantopoden, als zwischen Arachnoiden und Pantopoden zu finden. Die Übereinstimmungen erwiesen sich indessen grösser zwischen den Arachnoiden und den Pantopoden.

Die Phylogenese der Cheliceraten dürfte also verhältnismässig zuverlässig so dargestellt werden können wie Schema 2 zeigt.

Was die hypothetischen Urformen der cheliceraten Arthropoden betrifft, so werde ich mich auf irgendwelche theoretischen Spekulationen über den Habitus derselben garnicht einlassen. Der Wert einer Konstruktion von hypothetischen Urpantopodenformen scheint mir in den

meisten Fällen besonders bedeutungslos zu sein, obgleich die Beschäftigung mit solchen bei einigen Forschern sehr beliebt gewesen ist. In der Historik dieses Kapitels findet sich ja eine Musterkarte darüber, wohin die Spekulationen über den Ursprung der Pantopoden führen können und welche bunte Mischung von manchmal wenig begründeten Ansichten darüber aufgeworfen worden sind. Selbst ein so hervorragender Forscher, wie Dohrn, hat ein weitläufiges Gedankensystem über die Abstammung der Pantopoden aufgestellt, und dabei hat Dohrn einen walzenförmigen, annelidenähnlichen Urpantopoden geschaffen, dessen Cha-



Schema 2, die Phylogenese der Cheliceraten darstellend. Ganze Linien bezeichnen bekannte und gestrichelte Linien hypothetische Formen.

raktere er recht eingehend erörtert hat. Von einigen dieser Details bin ich lebhaft überzeugt, dass Dohrn Recht hat, oder wenigstens bis zu einem gewissen Grade Recht hat, aber das Gesamtbild, das er von dem Urpantopoden gegeben hat, muss nichtsdestoweniger als sehr irreführend angesehen werden, denn, wenn auch die ursprünglichsten der seither bekannten Cheliceraten vielleicht garnicht den allernächsten gemeinsamen Vorfahren von Arachnoiden-Pantopoden angehören, sind sie doch von dem von Dohrn zusammengestellten Urpantopoden weit verschieden.

Aus der Verwandtschaft zwischen Pantopoden und Arachnoiden kann man darauf schliessen, dass die Pantopoden eine geologisch sehr alte Gruppe sind und dass sie von einer für Arachnoiden und Pantopoden gemeinsamen Stammgruppe, die unter einer sehr frühen geologischen

Periode gelebt hat, ausgegangen sind. Und zwar, weil die ältesten bekannten, sicheren Arachnoidenfossilien obersilurische Skorpione sind, die in ihrem Bau im grossen ganzen nicht wesentlich von den rezenten Skorpionen abweichen. Diese obersilurischen Skorpione waren indessen nach meiner Ansicht bereits völlig ausgebildet für ein terrestrisches Leben. Darüber liegen freilich verschiedene Meinungen vor, aber sicher ist, dass nichts nachgewiesen worden ist, was eine Annahme stützen könnte, dass sie marin gewesen wären. Da die Pantopoden indessen marin sind, müssen die für sie und die Arachnoiden gemeinsamen Urformen in eine geologische Periode verlegt werden, die wenigstens früher als Obersilur ist. Da ausserdem alle Zwischenformen zwischen Pantopoden und Arachnoiden fehlen und noch keine fossilen Pantopoden bekannt sind, stehen die jetzt lebenden Pantopoden als ein ganz stark isoliertes Überbleibsel einer alten Arthropodengruppe da.

In dieser letzteren Ansicht stimme ich also ziemlich nahe mit Dohrn überein (siehe die Historik), obwohl meine Auffassung im wesentlichen auf anderen Grundlagen fusst, als die seinige. Dohrn scheint mir allerdings auch darin recht gehabt zu haben, dass die nächste Urform der heutigen Pantopoden vor nicht so langer Zeit gelebt habe, und dass die Pantopoden eine in lebhafter Artbildung begriffene Gruppe seien. (Näheres hierüber, siehe in der Historik zu diesem Kapitel und Dohrns Monographie.)

Welche Schlussfolgerungen über gewisse Eigentümlichkeiten im Bau der Pantopoden darf man aus dem, was oben über die Phylogenese der Cheliceraten gesagt wird, ziehen?

Es sind vor allem zwei sehr bedeutungsvolle Fragen, die hier in den Vordergrund treten, nämlich: 1) welche Arachnoidensegmente entsprechen den postoralen Segmenten der Pantopoden? und 2) ist das Vorkommen von mehreren Paar Geschlechtsöffnungen ein ursprünglicher oder ein sekundärer Charakter?

Im zweiten Kapitel wurde die Segmentanzahl der Pantopoden erörtert, und in demselben Kapitel wurde auch konstatiert, dass die vorderste Körperabteilung und die vordersten postoralen Segmente bei sämtlichen in das Schema aufgenommenen Arthropoden einander entsprachen. Die Anzahl dieser vordersten, einander entsprechenden postoralen Segmente wurde allerdings nicht näher präzisiert, als dahin, dass Cheliceralsegment und Mandibularsegment einander entsprechen. Sicher ist dies wohl auch der Fall mit dem Pedipalpensegment und 1. Maxillensegment. Der Bau des Schnabels bei den Pantopoden macht es ja nicht wahrscheinlich, dass ein Segment zwischen dem Cheliceralsegment und dem von mir "Pedipalpensegment" genannten, darauf folgenden Segment weggefallen sein sollte.

Aber wie steht es mit den darauf folgenden Pantopodensegmenten? Es scheint mir, als wäre es bei dem gegenwärtigen Standpunkt der Pantopodenanatomie und der Pantopodenembryologie unmöglich zu entscheiden, ob die auf das dritte postorale Pantopodensegment folgenden Segmente tatsächlich mit den auf dem Schema mit entsprechenden Ziffern bezeichneten Segmenten bei den Arachnoiden homolog seien oder nicht. Wie an anderer Stelle in diesem Kapitel hervorgehoben wurde, geht meine Ansicht dahin, dass die Pantopoden die am stärksten umgebildeten von sämtlichen Cheliceraten sind und dass ihre ursprüngliche Segmentanzahl reduziert ist. Die Verwandtschaft mit den Arachnoiden macht es ja auch wahrscheinlich, dass eine recht grosse Anzahl Segmente bei den Pantopoden verschwunden sind. Aber wo haben diese nun verschwundenen Segmente ursprünglich ihren Platz gehabt?

Nach dem was im zweiten Kapitel gezeigt wurde sind ja Anzeichen vorhanden, die darauf deuten, dass wenigstens ein Teil derselben zwischen dem Analsegment und dem bei den Imagines der meisten heutigen Pantopoden nächst vorhergehenden, entwickelten Segment gelegen waren. Aber in den allermeisten Fällen ist der Wegfall der Segmente so vollständig erfolgt, dass weder das Studium der Ontogonese der Pantopoden noch das sehr seltene Vorkommen von Segmentrudimenten bei Imagines (eine Ausnahme bildet das rudimentäre Ganglion für das Segment des fünften Gangbeinpaares bei den "octopoden" Pantopoden) die Frage lösen zu können scheint, wo die nun verschwundenen Segmente ursprünglich ihren Platz gehabt haben. Sind diese Segmente nur zwischen dem Analsegment und dem Segment des fünften Ganglienpaares zu finden gewesen? Dies scheint mir kaum wahrscheinlich, denn, sehen wir nur das Verhältnis bei den ursprünglichsten Arachnoiden an, so sind es bei diesen ausschliesslich thorakale Segmente, welche die lokomotorischen Extremitäten tragen. Würde man nach der Reihenfolge die Segmente bei Skorpionen und Pantopoden vergleichen, so würde sich indessen herausstellen, dass die lokomotorischen Extremitäten der Pantopoden ursprünglich teils thorakal, teils abdominal gewesen sein müssen. Bei den Pantopoden ist also, im Vergleich zu den Skorpionen, offenbar nicht nur eine Reduktion von Abdominal- und Postabdominalsegmenten, sondern auch eine Verschiebung nach dahinter liegenden Segmenten der Differenzierung der Extremitätenpaare zu Gangbeinen erfolgt.

Betrachten wir dann die ursprünglichsten bekannten Cheliceraten, so war sogar bei diesen ein sehr grosser Unterschied zwischen Thorakal- und Abdominalextremitäten vorhanden.

Nun sind indessen die Gangbeine der Pantopoden unter einander ungefähr gleich entwickelt und metamorphosiert. Es scheint mir daher sehr wahrscheinlich, dass die Gangbeine sämtlicher Pantopoden ursprünglich Abdominalextremitäten gewesen sind und dass demnach auch ein Wegfall von thorakalen Segmenten stattgefunden haben dürfte.

Diese Auffassung scheint mir auch durch den Bau des zentralen Nervensystems bei den Pantopoden gestützt zu werden. Obgleich die Pantopoden so stark umgebildete Cheliceraten sind, könnte man im ersten Augenblick glauben, ihr zentrales Nervensystem zeige zum Teil einen primitiveren Bau als die Skorpione, da das untere Schlundganglion der Pantopoden gewöhnlich nur aus drei zusammengeschmolzenen Ganglien besteht. Das Hinterhirn der Pantopoden ist gleichwohl im Vergleich zu den Skorpionen in seiner Entwicklung weiter vorgeschritten als das Hinterhirn der letzteren, und dies scheint mir darauf deuten zu können, dass die bei den Pantopoden einfachere Zusammensetzung des unteren Schlundganglions nicht ursprünglich ist, sondern von dem Wegfall von Segmenten und dem vollständigen Verschwinden oder einer sehr starken Reduktion der Ganglien dieser Segmente herrühren kann. Ohne leider entscheiden zu können, welche Arachnoidensegmente mit den auf das dritte postorale Segment folgenden Pantopodensegmenten homolog sind, habe ich doch hervorheben wollen, wie wichtig es ist, die vorerwähnten Gesichtspunkte mit in Betracht zu ziehen, wenn es sich um eingehendere Vergleichungen zwischen Pantopoden und Arachnoiden handelt.

Die nach wie vor ungelösten Rätsel, welche diese Segmenthomologien bilden, haben mich gezwungen, nur mit grossem Bedenken den Beweis für eine Verwandtschaft zwischen Arachnoiden und Pantopoden aufzunehmen, welchen die von einigen Verfassern hervorgehobene Ähnlichkeit zwischen ihren Gangbeinen geben könnte.

Was die zweite Frage betrifft, ob das Vorkommen von mehreren Paar Ausführungsöffnungen für die Geschlechtsorgane als ein primärer oder sekundärer Charakter anzusehen sei, so habe ich nichts zu ihrer Lösung beitragen können, weil ich nicht im stande war mir geeignetes Untersuchungsmaterial zu verschaffen.

Ohne weiteres anzunehmen, es sei ein ursprünglicher Charakter der Geschlechtsorgane, dass sie durch mehrere Paar von Öffnungen ausmünden, scheint mir zu gewagt, weil es doch denkbar wäre, dass akzessorische Mündungen für die Geschlechtsorgane sich im Zusammanhang mit der Ausdifferenzierung der Divertikel der Geschlechtsorgane nach den Extremitäten ausgebildet hätten. Diese eigentümliche Korrelation der Geschlechtsorgane zu den Extremitäten wird übereinstimmend für eine sekundäre Erscheinung gehalten, und es kann wohl als entschieden angesehen werden, dass sie dies auch wirklich ist.

Die Extremitäten sind stark metamorphosiert. Im Verlauf dieser Metamorphosen hätten die Pantopoden also möglicherweise einen Geschlechtsorgancharakter beibehalten können, der primitiver wäre, als bei allen anderen bekannten Arthropoden und der von einer sehr tief stehenden Urform, vielleicht sogar von einem Anneliden, wie es Dohrn getan hat, abgeleitet werden müsste. Unmöglich ist es nicht, dass dies der Fall ist, da aber noch keine solche Untersuchung über die ontoge-

netische Entwicklung der Pantopodengeschlechtsorgane ausgeführt ist, welche über den Charakter der Ausführungsöffnungen hätte Klarheit gewähren können, so ist die Frage, ob das Vorkommen mehrerer Paar Geschlechtsöffnungen eine ursprüngliche Erscheinung sei oder nicht, zur Zeit noch völlig ungelöst.

Obwohl ich also zur Lösung dieses Problems keinen Beitrag habe liefern können, bin ich der Meinung gewesen, dasselbe nicht ganz übergehen zu dürfen in einem Kapitel, das von der Phylogenie der Cheliceraten handelt; denn das Vorkommen von Cheliceraten mit mehreren Paar Geschlechtsöffnungen ist ja jedenfalls von ausserordentlich grosser Bedeutung für die erweiterte Limulustheorie und für die Frage von dem gemeinsamen Ursprung von Cheliceraten und Mandibulaten.

Könnte nämlich konstatiert werden, dass dieses Vorkommen von mehreren Paar Mündungen für die Geschlechtsorgane der Pantopoden tatsächlich ein ursprünglicher Charakter ist, dann müsste man somit diesen unleugbar annelidähnlichen Charakter nicht nur den gemeinsamen Stammformen der Cheliceraten, sondern natürlich auch der gemeinsamen Stammgruppe von Cheliceraten und Mandibulaten zuschreiben.

Indem ich damit diese Arbeit abschliesse, will ich in aller Kürze eine Zusammenfassung der wichtigsten Schlussfolgerungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden geben, die mich das Studium der Anatomie und Phylogenie der Pantopoden hat ziehen lassen und die ich in diesem letzten Kapitel dargelegt habe.

In meiner Abhandlung habe ich, aus früher mitgeteilten Gründen, die Onychophoren und die Tardigraden nicht berücksichtigt.

Die übrigen Arthropoden haben wahrscheinlich einen monophyletischen Ursprung oder stammen wenigstens von einander sehr nahestehenden Urformen ab, aber sie sind bei ihrer Phylogonese zwei recht weitgetrennten Entwicklungsrichtungen gefolgt, nach welchen sie in zwei grosse Abteilungen, Arthropoda chelicerata und Arthropoda mandibulata, eingeteilt werden können.

Zu den cheliceraten Arthropoden gehören die Gruppen Merostomata, Arachnoidea und Pantopoda, und zu den Mandibulaten die Gruppen Crustacea, Myriapoda und Hexapoda.

Gemeinsame Urformen für Cheliceraten und Mandibulaten sind bisher nicht festgestellt und die Trilobiten sind keine derartigen Urformen, sondern sie sind offenbar entweder Cheliceraten oder Mandibulaten.

Die systematische Stellung der Trilobiten kann indessen nicht aufgeklärt werden, bevor der Charakter ihrer Antennen und vorderen Extremitätenpaare festgestellt worden ist.

Die zu der Abteilung Chelicerata gehörenden Gruppen sind unter einander verwandt, und entsprechend verhält es sich mit den zur Ab-

teilung Mandibulata gehörenden Gruppen. Sämtliche Cheliceraten resp. Mandibulaten stammen von gemeinsamen, mit Cheliceraten-, resp. Mandibulatencharakteren versehenen Formen ab.

Was die Abteilung Chelicerata betrifft, so ist ihre Phylogenese insofern aufgeklärt, als die Pantopoden näher mit den Arachnoiden, als mit den Merostomaten verwandt sind. Dem Stamme der Cheliceraten entsprossten also zuerst zwei Zweige, nämlich erstens die Merostomaten, zweitens die gemeinsame Urform der Arachnoiden und Pantopoden.

Die rezenten Pantopoden bilden ein ziemlich stark umgebildetes und isoliertes Überbleibsel von einer Tiergruppe, die bereits vor dem Obersilur existiert hat. Man hat gleichwohl bisher keinerlei Fossilien von Pantopoden gefunden, und ebenso sind alle Zwischenformen zwischen Pantopoden und Arachnoiden noch völlig unbekannt.

Auf Grund der Zusammensetzung der Abteilung Cheliceraten nicht nur aus den Gruppen Merostomata und Arachnoidea, sondern auch aus der Gruppe Pantopoda, und auf Grund der Phylogenese der Cheliceraten, muss die sogenannte Limulustheorie erweitert werden, so dass bei der Beurteilung der Probleme, welche die "Theorie" behandelt, auch die Pantopoden berücksichtigt werden müssen. Durch einige der Charaktere der Pantopoden wird die Limulustheorie in ein gewissermassen neues Licht gestellt, und sehr wichtig für die Limulustheorie ist zweifelsohne die Lösung der Fragen, die mit dem Vorkommen mehreren Paare von Geschlechtsöffnungen bei den Pantopoden verknüpft sind.

Verzeichnung der zitierten Literatur.

1883. Adlerz, Gottfrid, Bidrag till Pantopodernas morfologi och utvecklingshistoria. Stockholm. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. 13. Bd. Afd. 4. N:o 11.

1884. Bertkau, Ph., Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Bonn. Verh. Nat. Ver. 41. Jahrg. Corresp.-Blatt, p. 66—77.

1913. Bouvier, E.-L., Pycnogonides du »Pourquoi pas?» Paris. 2e expéd. Antarct. Franç. (1908—1910). Sc. natur.

1903. Carpenter, G. H, On the relationships between the classes of the Arthropoda. Dublin. Proc. R. Irish Acad. Vol. 24 B, p. 320—360.

1917. Claus, C. & K. Grobben, Lehrbuch der Zoologi (9. neubearb. Aufl. des Lehrb. von C. Claus). Marburg in Hessen.

1905. Cole, Leon, J., Ten-legged Pycnogonids, with Remarks on the Classification of the Pycnogonida. London. Ann. Mag. N. H. (7). Vol. 15, p. 405—415.

1911. Dogiel, V., Studien über die Entwickelungsgeschichte der Pantopoden. Nervensystem und Drüsen der Pantopodenlarven. Leipzig. Zeit. Wiss. Z. 99. Bd., p. 109—146.

1913. ——. Embryologische Studien an Pantopoden. Ibid. 107. Bd., p. 575—741.

1881. Dohrn, Anton, Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Leipzig. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, herausg. von der Zoologischen Station zu Neapel. 3. Bd. 4.

1892. Gaubert, Paul, Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire et musculaire des appendices des Arachnides. St.-Pétersbourg. Ann. Sc. N. (7). Tome 13, p. 31—184.

1905. Handlirsch, A., Vorläufige Notiz über die Phylogenie der Arthropoden. Wien. Anz. Akad. 42. Jahrg., p. 466—471.

1906. ——. Über Phylogenie der Arthropoden. Wien. Verh. Z. Bot. Ges. 56. Bd., p. 88—102.

1914. Hilton, W. A., The Central Nervous System of the Pycnogonid Lecythorhynchus. Claremont. Journ. Entomol. Zool. Vol. VI. N:o 3.

1881. 1. Hoek, P. P. C., Report on the Pycnogonida, dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Edinburgh. Report on the scientific results of the Voyage etc. Zoology. Vol. III.

1881. 2. ——, Nouvelles études sur les Pycnogonides. Paris. Arch. Zool. expér. et génér. Vol. 9., p. 445—542.

1916. Holmgren, Nils, Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Vorstudien zu einer Phylogenie der Arthropoden. Stockholm. K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 56. Bd. N:o 1.

1898. Ihle, J. E. W., Über die Phylogenie und systematische Stellung der Pantopoden. Leipzig. Biol. Centralbl. 18. Bd., p. 603—609.
1892. Jourdain, S., Affinités zoologiques des Pantopodes. Paris. Comptes Rend. Soc. Biol. (9). Tome 4, p. 945—947.
1914. Kassianow, N., Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie). Leipzig. Biol. Centralbl. 34. Bd.
1893. Kingsley, J. S., The embryology of Limulus. — Part 2. Boston. Journ. Morph. Vol. 8, p. 195—268.
1891. Korschelt, E. & K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 2. Heft. Jena 1892 (erschienen 1891), p. 309—908.
1889. Lang, Arn., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie etc. 9. Aufl. von E. O. Schmidt's Handbuch der vergleichenden Anatomie. Jena. 2. Abth., p. 291—566.
1913-1914. ——. Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Zweite bezw. dritte Auflage. Jena. 4. Bd. Arthropoda. 1. 2. 3. Lief. 1913. 4. Lief. 1914.
1904. 1. Lankester, E. R., The Structure and Classification of the Arthropoda. London. Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 47, p. 523—582.
1904. 2. ——. The Structure and Classification of the Arachnida. Ibid. Vol. 48, p. 165—269.
1904. Loman, J. C. C., Pipetta Weberi, n. g., et n. sp., with notes about the proboscis of the Pycnogonida. Leiden. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. (2). Deel 8, p. 259—266.
1907. ——. Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden. Ibid. Deel 10, p. 255—284.
1904. Mc Clendon, J. F., On the anatomy and embryology of the nervous system of the Scorpion. Woods Hall, Mass. Biol. Bull. Vol. 8, p. 38—55.
1898. Meinert, Fr., Pycnogonida. Copenhagen. The Danish Ingolf-Exped. Vol. 3. Part 1.
1902. Meisenheimer, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. 1. Die Entwicklung von Ammothea echinata Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform. Leipzig. Zeit. Wiss. Z. 72. Bd., p. 191—248.
1890. Morgan, T. H., A Preliminary Note on the Embryology of the Pycnogonids. Baltimore. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 9, p. 59—61.
1891. ——. A Contribution to the Embryology and Phylogeny of the Pycnogonids. Baltimore. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 5, p. 1—76.
1894. Norman, A. M., A Month on the Trondhjem Fiord. London. Ann. and Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 13.
1886. Oudemans, A. C., Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Classification der sogenannten Arthropoden. Leiden. Tijd. Nederl. Dierk. Ver. (2). Deel 1, p. 37—56.
1905. Police, G., Sui centri nervosi dei cheliceri e del rostro nello Scorpione. Napoli. Boll. Soc. Natural. Vol. 18, p. 130—135.
1912. Richters, F., Eine Pantopodenlarve von Gabelsflach (Kieler Förde). Jena. Z. Jahrb. Suppl. 15. Bd. 1, p. 45—50.
1887. Saint-Remy, G., Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Paris. Arch. Zool. expér. et gén. Tome 5. Suppl.
1891. Sars, G. O., Pycnogonida. Den Norske Nordhafs-Exped. 20. Bd.

1913. Scheuring, Ludw., Die Augen der Arachnoideen. I. Jena. Z. Jahrb. Abt. Anat. etc. 33. Bd., p. 553—636.
1914. ——. Die Augen der Arachnoideen. II. Ibid. 37. Bd., p. 369—464.
1884. Schimkewitsch, W., Étude sur l'anatomie de l'Epeire. Paris. Ann. Sc. Nat. (6). Tome 17. Art. no. 1.
1906. ——. Über die Periodizität in dem System der Pantopoda. Leipzig. Z. Anz. 30. Bd., p. 1—22.
1908. ——. Über die Pantopoden von St. Vaast-la-Hougc und Roscoff. Pétersbourg. Annuaire Mus. Z. Tome 13, p. 427—436.
1911. Sokolow, I., Über den Bau der Pantopodenaugen. Leipzig. Zeit. Wiss. Z. 98. Bd.
1911. Walcott, Ch. D., Cambrian geology and palæontology. 2. No. 2. — Middle Cambrian Merostomata. Washington. Smithon. Misc. Coll. Vol. 57, p. 17—40.
1912. ——. Cambrian geology and palæontology. 2. No. 6. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita, and Merostomata. Ibid. Vol. 57, p. 145—243.
1886. Weissenborn, Bernh., Zur Phylogenie der Arachnoiden. Jena. Zeitschr. Naturw. 20. Bd., p. 33—119.

Erklärung der Tafeln.

Mit Ausnahme von Fig. 45 sind sämtliche Figuren unretuschierte Mikrophotographien von Schnitten.

Taf. IX.

Fig. 1. *Nymphon brevirostre* Hodge. Zusammenstellung von drei Photographien von zwei in derselben Sagittalschnittserie auf einander folgenden Schnitten. Vergl. Textfig. 4. Von dem unter dem Augenhügel — *Ah* gelegenen Gehirn — *G* geht der Rostralnerv — *Rn* aus, tritt in den Schnabel ein und setzt sich hier in das zweite Oesophagealganglion — *2 oegl* — hinein fort. Gleich vor dem Eintritt in dieses Ganglion teilt sich der Rostralnerv in einen äusseren und einen inneren Zweig, vergl. Textfig. 12 und 13. *DdCh* — Mitteldarmdivertikel nach der einen Chelicere; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Schnabelantimers; *Md* — Mitteldarm; *Oe* — Oesophagus; *oeglm* — letztes Ganglion im gangliösen Nervenstamm des oberen Schnabelantimers, welches das durch den Schlundring hindurchdringende Muskelbündel innerviert. Schnittdicke 3,5 μ. Vergr. 153 ×.

Fig. 2 *N. grossipes-mixtum* Kr. Querschnitt durch die Spitze des oberen Schnabelantimers. *Ob* — Oberlippe; *Obgl* — Oberlippenganglion; *com* — Kommissur zwischen den Oberlippenganglien. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 166 ×.

Fig. 3. *N. brevirostre.* Sagittalschnitt durch die Schnabelspitze, um das zweite Oesophagealganglion — *2 oegl* — des oberen Antimers mit seinen zwei vorwärtsgerichteten medianen Konnektiven zu zeigen, vergl. Textfig. 4. Ausserdem ist der hintere Muskel der Oberlippe zu sehen. Schnittdicke 3,5 μ. Vergr. 265 ×.

Fig. 4. *N. brevirostre.* Sagittalschnitt durch den Schnabel. Das eine untere Antimer. Der Schnabelspitze zunächst sieht man das 1. Oesophagealganglion — *1 oegl* — mit den beiden Konnektiven zum 2. Oesophagealganglion — *2 oegl* (vgl. Textfig. 4) und bei *a* die Stelle, wo das Konnektiv nach dem vorderen Pedipalpganglion ausgeht (vgl. Textfig. 8).

Darauf das zweite Oesophagealganglion mit einem Teil des Konnektivs — *Con* — nach dem 2 Oesophagealganglion des oberen Schnabelantimers. Auf das zweite Oesophagealganglion folgt ein Teil des gangliösen Nervenstammes — *Gnua* — mit mindestens 5 deutlichen, muskelinnervierenden Konnektiven. Schnittdicke 3,5 μ. Vergr. 265 ×.

Taf. X.

Fig. 5. *N. grossipes-mixtum.* Sagittalschnitt durch die Spitze des oberen Schnabelantimers, die Oberlippe mit ihren zwei Muskeln zeigend (vgl. Textfig. 5). Schnittdicke 11 μ. Vergr. 153 ×.

Fig. 6. *N. brevirostre.* Sagittalschnitt durch den Schnabel, die dreieckige Anschwellung des gangliösen Nervenstammes des unteren Schnabelantimers — *dglai* — bei der unteren Insertion des Schnabels — *u Si* — zeigend (vgl. Textfig. 4). *o Si* — obere Insertion des Schnabels. Schnittdicke 3,5 μ. Vergr. 160 ×.

Fig. 7. *N. brevirostre.* Sagittalschnitt durch den Schnabel, den Pedipalpnerv — *Ppn* — in einem der unteren Antimeren zeigend (vgl. Textfig. 12). *gnua* der gangliöse Nervenstamm des unteren Antimers. *2 oegl* — das 2. Oesophagealganglion. Schnittdicke 3,5 μ. Vergr. 153 ×.

Fig. 8. *Anoplodactylus petiolatus* Kr. Sagittalschnitt. *Ah* — Augenhügel; *Dd Ch* — Mitteldarmdivertikel zu einer der Cheliceren; *G* — Gehirn; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Antimers; *hy* — Hypodermis; *Oemü* — Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm; *Rn* — Rostralnerv; *S* — Schnabel; *Sugl* — unteres Schlundganglion. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 166 ×.

Fig. 9. *N. brevirostre.* Sagittalschnitt durch das zweite Oesophagealganglion — *2 oegl* eines unteren Antimers, die proximalen Teile der beiden Konnektive nach den Pedipalpganglien zeigend (vgl. Textfig. 4). *con* — Konnektiv zwischen den Pedipalpganglien und dem 2. Oesophagealganglion (*v* und *h* resp. Konnektiv nach dem vorderen und hinteren Pedipalpganglion). Schnittdicke 3,5 μ. Vergr. 265 ×.

Fig. 10. *Colossendeis proboscidea* Sab. Sagittalschnitt durch den Oesophagus, die eine Seite des bei der Umbiegung des Oesophagus — *umb* (bei der Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm) liegenden, muskelinnervierenden Doppelganglions — *Oeglm* des gangliösen Nervenstammes — *gnr* im oberen Antimer zeigend (vgl. Taf. IX, Fig. 1). *mn* — proximaler, mit Ganglienzellen versehener Teil eines Nerven nach einem der starken Muskelbündel, die den Schlundring durchdringen. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 70 ×.

Taf. XI.

Die Photographien Fig. 13, 14, 15, 16 sind von einer und derselben Horizontalschnittserie durch *N. grossipes-mixtum* genommen. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 166 ×.

Fig. 11. *N. grossipes-mixtum.* Querschnitt durch den Schnabel bei der oberen Schnabelinsertion. Fig. 11 sucht die Lage der Schnabelnerven im Verhältnis zu den gangliösen Nervenstämmen des Schabels am basalen Teil des Schnabels zu zeigen (vgl. Textfig. 4).

Ch — Chelicere; *DdR* — die beiden Darmdivertikel des Rostrums; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Schnabelantimers; *gnua* — gangliöser Nervenstamm eines unteren Schnabelantimers; *Ppn* — Pedipalpnerv; *Rn* — Rostralnerv. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 65 ×.

Fig. 12. *Nymphon strömii* Kr. Einen Querschnitt durch das Hinterhirn, die Neuropilemkerne des Chelicerenganglions — *Chnk* und des Rostralganglions — *Rnk* zeigend. *Oe* — Oesophagus. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 166 ×.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch das Hinterhirn, dieselben Neuropilempartien, wie die vorhergehende Fig. zeigend. *Chn* — Chelicerennerv.

Fig. 14. Zeigt die paarige Wurzel des Rostralnerven — *Rn*.

Fig. 15. Der Austritt des Rostralnerven — *Rn* und der Chelicerennerven aus dem Gehirn. Die Fig. zeigt auch Konnektivverbindung zwischen den Neuropilemkernen des Rostralganglions und des Chelicerenganglions und wie diese Neuropilemkerne ohne Grenze in das Neuropilem des Vorderhirns übergehen, wovon etwas am oberen Teil der Figur zu sehen ist.

Fig. 16. Der eine und Spuren von dem zweiten der vom Hinterhirn ausgehenden Nerven — *3 n*, die das Nervenpaar Nr. 3 bilden. Auf der einen Seite sieht man einen Teil von einem der Nerven Nr. 5 — *5 n*, und median ganz unten in der Fig. und nicht bezeichnet, einen Schnitt durch den Rostralnerv. *Dd* — das nach vorwärts gerichtete Mitteldarmdivertikel der einen Seite; *Oe* — Oesophagus, ein äusserst dünner Teil der dorsalen Wand desselben; *umb* — Umbiegung der Darmkanalwand bei der Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm.

Fig. 17. *Anoplodactylus petiolatus*. Sagittalschnitt, die durch den Schlundring dringende Muskelfaser — *m* der einen Seite mit ihrer hinteren Anheftung an das Bindegewebe dorsal vom Mitteldarm zeigend. Vgl. Fig. 8, Taf. X. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 222 ×.

Taf. XII.

Die Photographien, Fig. 18, 19, 22, sind einer und derselben Horizontalschnittserie durch *N. grossipes-mixtum* entnommen, wie Fig. 13, 14, 15, 16 Taf. XI. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 166 ×.

Fig. 18 und Fig. 19. Schnitt durch das Gehirn am proximalen Teil des Schlundringes, den Austritt der Nerven Nr. 5 — *5 n* aus dem Gehirn zeigend. *Rn* — Rostralnerv.

Fig. 20. *Boreonymphon robustum* Bell. Sagittalschnitt, die Lage des Gehirns und des unteren Schlundganglions zu einander und den bei dieser Art vom Schlundring ausgehenden Nerv Nr. 5 — *5 n*, zeigend. *Pn* — Palpnerv. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 70 ×.

Fig. 21. *Nymphon leptocheles* Sars. Horizontalschnitt durch das untere Schlundganglion, der zeigt, dass dieses aus 3 Ganglien, nämlich dem Ganglion der Eierträger — *Egl*, dem Palpganglion — *Pgl* und dem Ganglion der unteren Schnabelantimeren — *Usgl* besteht. Von dem letztgenannten Ganglion sieht man einen der Pedipalpnerven — *Ppn* ausgehen. Schnittdicke 10 μ. Vergr. 153 ×.

Fig. 22. Unteres Schlundganglion. In der Figur sind nur die beiden hinteren Ganglien desselben, das Ganglion der Eierträger — *Egl*, das Palpganglion — *Pgl* und die beiden ausgehenden Pedipalpnerven — *Ppn* zu sehen.

Fig. 23. *B. robustum*. Sagittalschnitt, den Austritt eines der Pedipalpnerven — *Ppn* aus dem vordersten der drei Paar Neuropilemkerne des unteren Schlundganglions zeigend. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 70 ×.

Fig. 24. *Decalopoda australis* Eight. Sagittalschnitt, der die drei Neuropilemkerne der einen Seite des unteren Schlundganglions zeigt. Der vorderste, linke — *Usnk* gehört zum Ganglion der unteren Schnabelantimeren, der mittlere — *Pnk* gehört zum Palpganglion und der hintere, rechte — *Enk* gehört zum Ganglion der Eierträger. *Pn* — Schnitt durch den Palpnerven. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 70 ×.

Taf. XIII.

Fig. 25. *Heterometrus cyaneus* C. L. Koch. Querschnitt durch das Gehirn, die Lage der Neuropilemmassen des Hinterhirns zu einander im distalen Teil des Hinterhirns zeigend. *RNeu* — die dorsal vom Oesophagus — *Oe* gelegene, brückenförmige Neuropilemmasse des Rostralganglions Zu beiden Seiten des Neuropilems des Rostralganglions sieht man die Neuropilemkerne des Chelicerenganglions — *Chnk* (die Bezeichnung ist in der Fig. nur bei dem rechten Neuropilemkern ausgesetzt). Schnittdicke 5 μ. Vergr. 50 ×.

Fig. 26, 27, 28, 29 sind. Photographien von Schnitten von einer und derselben Horizontalschnittserie durch ein Gehirn von *Heterometrus cyaneus*. Fig. 26 und 27 durch die oberen, Fig. 28 und 29 durch die mittleren Teile des Hinterhirns. Schnittdicke 5 μ. Vergr. 50 ×.

Fig. 26. In dieser Figur sieht man ein paar mittelständige Ganglienzellenloben — *RglL*, welche dem dorsalen Teil des Rostralganglions angehören. Dicht vor und mitten zwischen diesen Loben sieht man einen Schnitt durch den Rostralnerven — *Rn*. Vor dem Rostralnerv der Oesophagus — *Oe*. In den Seiten des Hinterhirns liegen ein paar äussere Ganglienzellenloben — *ChglL*, je eine auf jeder Seite des Rostralganglions, die dem dorsalen Teil des Chelicerenganglions angehören und in deren nach vorn (im Verhältnis zur Längsachse des Tieres) gerichteten Partie die Wurzeln der Chelicerennerven zu sehen sind. *Chn* — Chelicerennerv. Die dunklen Neuropilempartien im unteren Teil der Figur gehören zum Vorderhirn.

Fig. 27. In dieser Fig. sieht man infolge eines Risses eine sehr deutliche Grenze zwischen Vorder- und Hinterhirn. Die Figur zeigt die dorsalen Partien vom Neuropilem des Hinterhirns. *RNeu* — Neuropilempartie des Rostralganglions, vor welcher ein Schnitt durch die paarige Wurzel des Rostralnerven zu sehen ist. *Chnk* — Neuropilemkern im Chelicerenganglion.

Fig. 28. Zeigt die beiden Kommissuren des Rostralganglions, die vordere — *v com* und die hintere — *h com*. Ausserdem sieht man einen Teil der Konnektivverbindung des Rostralganglions mit dem Vorderhirn. *Chnk* — Neuropilemkern im Chelicerenganglion.

Fig. 29. Schnitt auf demselben Niveau wie die dorsale Wand des Oesophagus. Zeigt die besonders deutlichen Neuropilemkerne des Rostralganglions — *Rnk* und ihre Konnektivverbindung mit dem Vorderhirn und ebenfalls, auf der linken Seite der Figur, mit dem Neuropilem des Chelicerenganglions. *Chnk* — Neuropilemkern im Chelicerenganglion, mit Konnektivverbindung mit dem Neuropilem des Vorderhirns und dem des Rostralganglions.

Fig. 30. *N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch ein auspigmentiertes Seitenauge, etwas defekt, weil die distalen Enden der glaskörperbildenden

Zellteile von der Längsrinne der Linse losgerissen sind. Die Fig. gibt eine allgemeine Orientierung von den Geweben des Seitenauges und zeigt (rechts in der Fig.) deutlich die äussere und innere Augenmembran. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 217 ×.

Taf. XIV.

Fig. 31. *N. strömii.* Sagittalschnitt, den Austritt des Sehnerven aus dem Gehirn zeigend. In der Verzweigungsstelle des Sehnerven sieht man das kleine, von Dohrn beschriebene Ganglion — *Ogl. SeAu* — Seitenauge; *Onz* — Sehnervenzweig nach dem einen (in der Fig. dem rechten) Seitenauge. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 167 ×.

Fig. 32. *N. strömii.* Sagittalschnitt durch die eine Seite des Augenhügels, der Lage der Seitenaugen und des Sehnerven im Verhältnis zu einander und zum Gehirn — *G*, und vor allem die Verzweigung des Sehnerven in drei Zweige — *Onz* zeigend, von welchen Zweigen Nr. *1* nach einem Seitenauge (dem linken in der Figur), der Zweig Nr. *2* nach dem Gipfelauge und der Zweig Nr. *3* nach einem Seitenauge (dem rechten in der Figur) läuft. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 120 ×.

Fig. 33. *N. grossipes-mixtum.* Sagittalschnitt. *Ah* — Augenhügel; *gitre* – das »Gitterwerk», das durch die Stäbchengebilde der durchschnittenen Retinazellen gebildet wird; *Li* — Linse. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 215 ×.

Fig. 34. *N. grossipes-mixtum.* Sagittalschnitt, die Orientierung der Retina im Seitenauge nach der stärksten Linsenverdickung zeigend. Die Dicke der Linse ist in der Fig. etwas übertrieben, weil der Schnitt durch dieselbe etwas schräg getroffen hat. *Li* — Linse; *rek* — Retinazellkern; *rest* — Stäbchenschicht der Retina. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 167 ×.

Fig. 35. *N. strömii.* Exemplar in der Häutung. Sagittalschnitt durch den Augenhügel — *Ah.* Zwischen den beiden Seitenaugen — *SeAu*, sieht man den Nerven — *3 Onz* (Vgl. Fig. 32) nach dem Gipfelauge; auch von der Verzweigung des Nerven unter den Retinazellen sieht man einen Teil. Von den Retinazellen treten eigentlich nur einige Kerne deutlich hervor. Deutlich ist der schwache Pigmentbecher des Gipfelauges zu sehen — *Gipib.* Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 152 ×.

Fig. 36. *N. grossipes-mixtum.* Querschnitt durch ein auspigmentiertes Seitenauge, die Linsenrinne, die Lage der Hypodermiszellen zu dieser und dem »Glaskörper» zeigend. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 322 ×.

Taf. XV.

Fig. 37. *N. strömii.* Sagittalschnitt durch ein Seitenauge, Form, Pigmentschicht, Tapetum und Retina des Auges zeigend. Die Retinazellen haben sehr lange »Stäbchengebilde». Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 167 ×.

Fig. 38. *N. grossipes-mixtum.* Querschnitt durch zwei entpigmentierte Seitenaugen. Die Photographie bezweckt speziell die innere und äussere Augenmembran zu zeigen, und einen Überblick vom Bau des Pantopodenseitenauges zu gewähren. *äuamem* — äussere Augenmembran;

iamem — innere Augenmembran; *Glkr* — Glaskörper; *hyi* — innere Hypodermiszellen; *hyäu* — äussere Hypodermiszellen; *Lif* — Linsenfurche; *pik* — Pigmentzellkern. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 265 ×.

Fig. 39. *Decalopoda australis.* Medianschnitt durch ein Seitenauge, Retina, Tapetum — *T* und Pigmentschicht — *pi* desselben zeigend. Die Retinazellkerne — *rek* und die »Stäbchenbilde» der Retina — *rest* treten auf dem Bilde recht deutlich hervor. Ausserdem sieht man die weitere Verzweigung des zu diesem Seitenauge gehörenden Sehnervenzweiges — *Oz* und das Eindringen der dünnen Nervenfaserbündel — *Ofa* durch Pigmentschicht und Tapetum. An gewissen Stellen kann man auch beobachten, wie diese dünnen Nervenfaserbündel *zwischen* die Spitzen der Retinazellen eindringen. *orAu* — der innerste dorsale Teil des Auges, der meistens einen derartigen Winkel auf die Mitte des Augenhügels zu bildet. Schnittdicke 5,5 μ. Vergr. 167 ×.

Fig. 40. *N. leptocheles.* Querschnitt durch den Augenhügel, die Lage der 4 Seitenaugen im Verhältnis zu einander zeigend. An dem mit *x* bezeichneten Seitenauge sieht man die regelmässige und von der Linsenrinne — *Lif* unabhängige Anordnung der Retinazellen (Auf dem Schnitt 5 Retinazellen). Schnittdicke 3,5 μ. Vergr. 167 ×.

Fig. 41. *N. grossipes-mixtum.* Querschnitt durch den Gipfel des Augenhügels — *Ah* und eines der Gipfelaugen — *Gi.* Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 192 ×.

Fig. 42. Das Bild ist eine stärkere Vergrösserung desselben Schnittes durch das Gipfelauge, der in der vorhergehenden Figur zu sehen ist.

Leider ist die Hypodermis des Augenhügels bei der Schnittzerlegung der dicken Cuticulapartien zerfetzt worden, aber die Fig. zeigt dennoch die Linsengrube — *Ligr* und gleich rechts von *y* die Kontaktfläche zwischen der äusseren und inneren Hypodermisschicht des Gipfelauges. Vergr. 322 ×.

Fig. 43. *N. grossipes-mixtum.* Querschnitt durch den Gipfel des Augenhügels. Der Schnitt hat etwas schräg getroffen, was aus Fig. 41, einer Photographie eines anderen zu derselben Serie gehörenden Schnittes, hervorgeht.

Auf dem Bilde sieht man einen Querschnitt durch ein entpigmentiertes Gipfelauge, seine Pigmentzellschicht — *pi* und innere Hypodermisschicht — *hyi* zeigend. Innerhalb dieser Schichten liegen die Retinazellen, welche stark vakuolisiert sind, so dass nur die Kerne wahrgenommen werden können. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 216 ×.

Fig. 44. *N. strömii.* Exemplar in der Häutung. Sagittalschnitt durch den Augenhügel, dessen Cuticula bei der Schnittfärbung weggefallen ist.

Zwischen den Seitenaugen — *ScAu* sieht man den Nerv — *3 Onz* nach dem Gipfelauge — *Gi.* Auf diesem Bild sieht man die Verzweigung des Nerven innen zwischen den Retinazellen des Gipfelauges deutlicher als in Fig. 35. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 152 ×.

Taf. XVI.

Fig. 45. Photographie von Fig. 12, Tafel 37 in Scheurings Arbeit (1913). Diese Photographie ist etwas kleiner als die Originalfigur, so dass das Schnittbild 180 × vergrössert ist. Von der Zeichnung schreibt Scheuring: »Längsschnitt (schief zur Längsachse der Körpers) durch die Seiten-

augen von *Typopeltis stympsoni.* 10 μ.» Hämalaun nach Böhmer (Hansen). 200 : 1. Ok 2 Winkel, Obj. C. Zeiss, Edingerscher Zeichenapparat. *Glk* — Glaskörper. *Hy* — Hypodermis. *L* — Linse. *PR* Postretina. *PRM* — postretinale Membran. *PrM* — präretinale Membran. *R* — Retina. *T* — Tapetum.

Fig. 46. *N. strömii.* Exemplar in der Häutung. Sagittalschnitt, die Lage der drei Augen auf der einen Seite des Augenhügels im Verhältnis zu einander zeigend, die inneren Schichten der Augen sowie die innere — *iamem* und äussere — *äuamem* Augenmembran des Gipfelauges zeigend. Ausserdem sieht man Pigment in den Hypodermiszellen des Augenhügels. Die Augen sind von »Blut» — *bl* umspült. *hy* — Hypodermis des Augenhügels; *pi* — Pigmentschicht des einen Seitenauges; *re* — Retina des Gipfelauges; *rek* — Kern in der Kernschicht der Retina des einen Seitenauges; *rest* — Stäbchenschicht in der Retina desselben Seitenauges. *T* — Tapetum. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 215 ×.

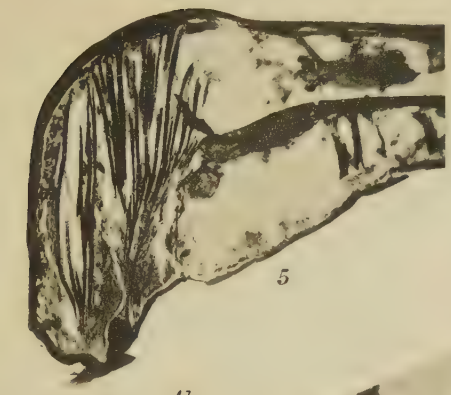
Fig. 47. *N. strömii.* Photographie eines Schnittes aus derselben Serie wie die der vorhergehende Fig. Sagittalschnitt, die Lage der drei Augen auf der einen Seite des Augenhügels im Verhältnis zum Gehirn und dem von demselben ausgehenden Sehnerven zeigend, *bl* — Blut; *G* — Gehirn; *Gi* — Gipfelauge; *hy* — Hypodermis des Augenhügels. Schnittdicke 4,5 μ. Vergr. 120 ×.

Diese Fig. wie auch Fig. 46 ist bestimmt mit Fig. 45 verglichen zu werden.

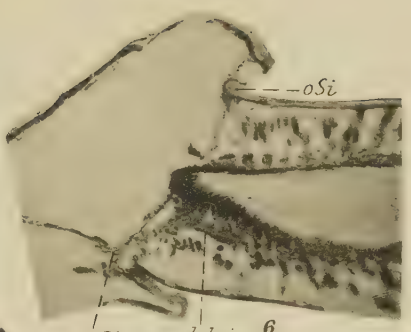
Gedruckt $^{9}/_{3}$ *1918.*

Gerda Jungberg und Einar Wirén phot.

Ljustr. A. B. Lagrelius & Westphal. Stockholm



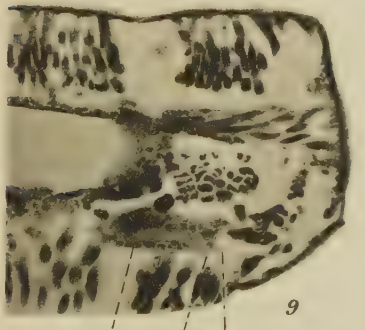
5



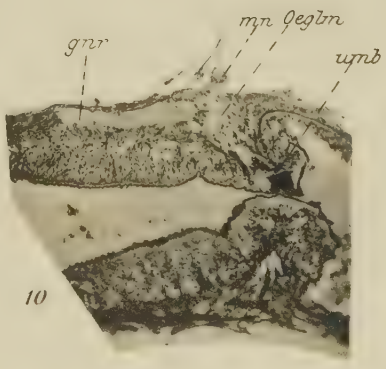
6

7

8

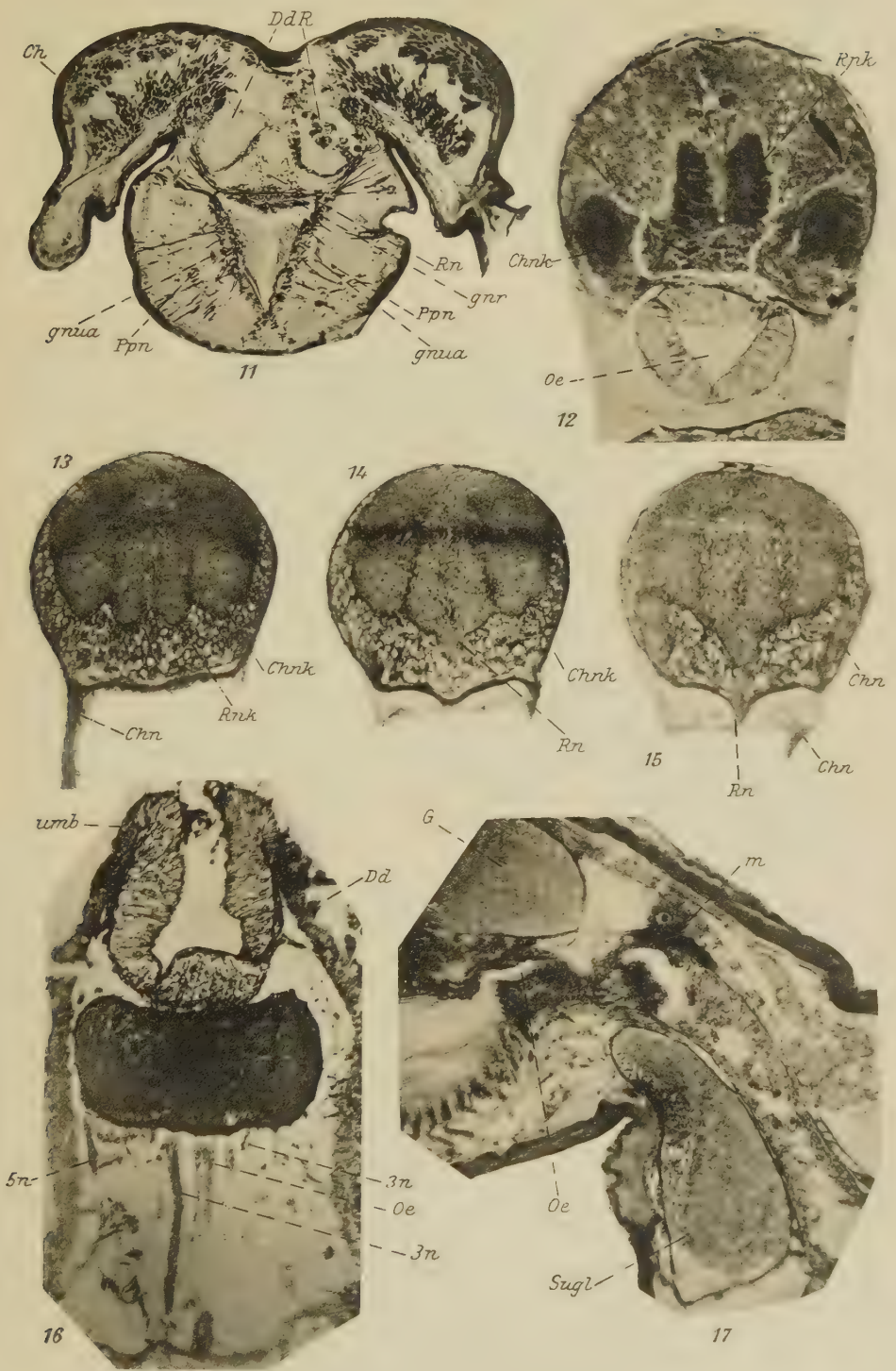


9



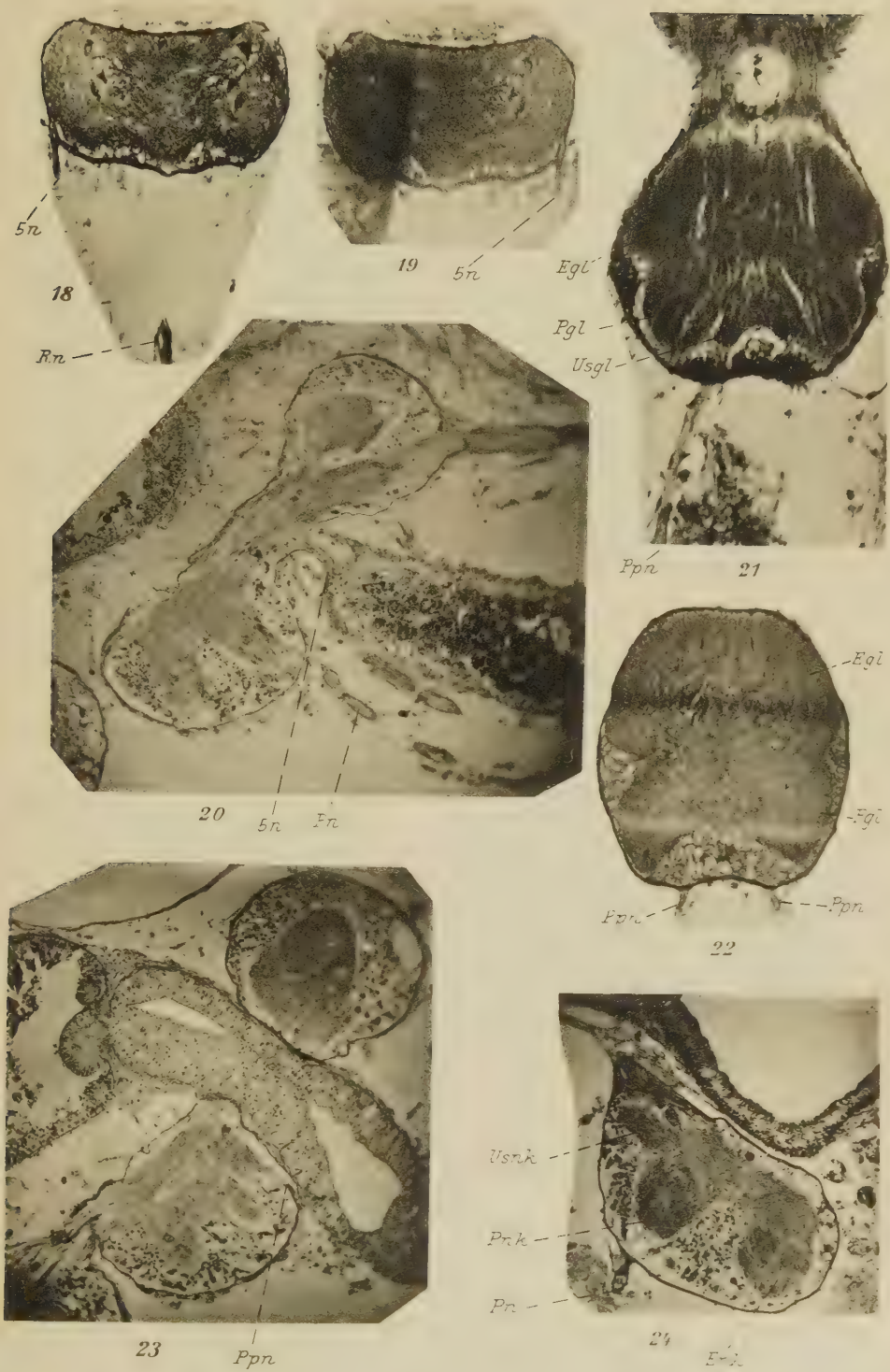
10

Gerda Jungberg und Einar Wirén phot. Ljustr. A. B. Lagrelius & Westphal Stockholm

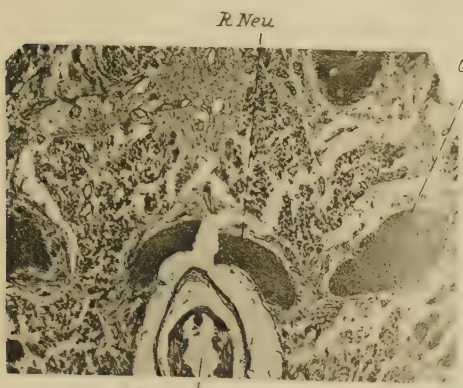


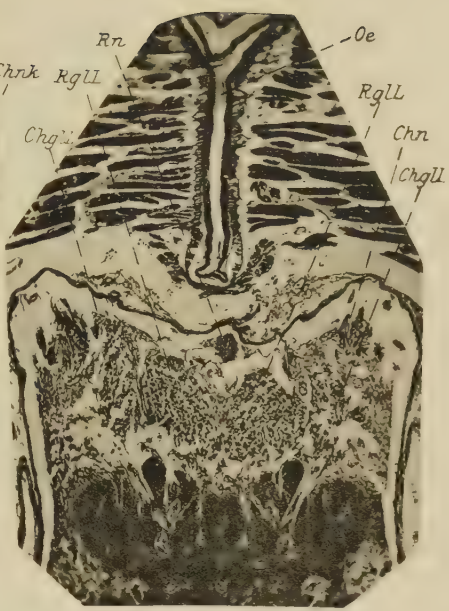
Gerda Jungberg und Einar Wirén phot

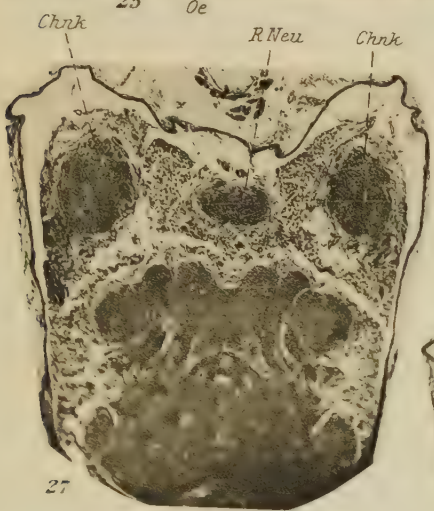
Lunstr. A. B. Lagerlöf & Westphal, Stockholm.



Gerda Jungberg und Einar Wirén phot. Ljustr. A. B. Lagrelius & Westphal St...

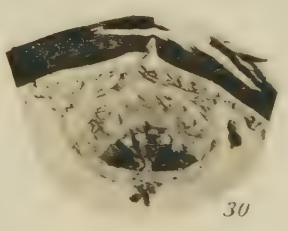

R.Neu.
Chnk
25
Oe

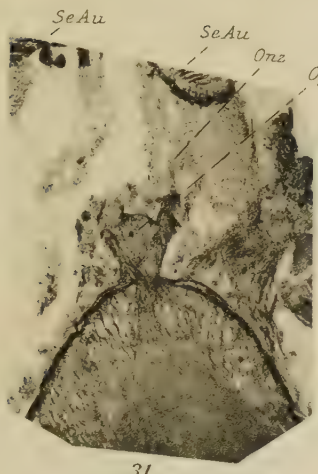

Rn
Oe
Chnk
RglL
RglL
Chn
ChgL
ChgLL
26


Chnk
R.Neu.
Chnk
27

Rnk
Chnk
29

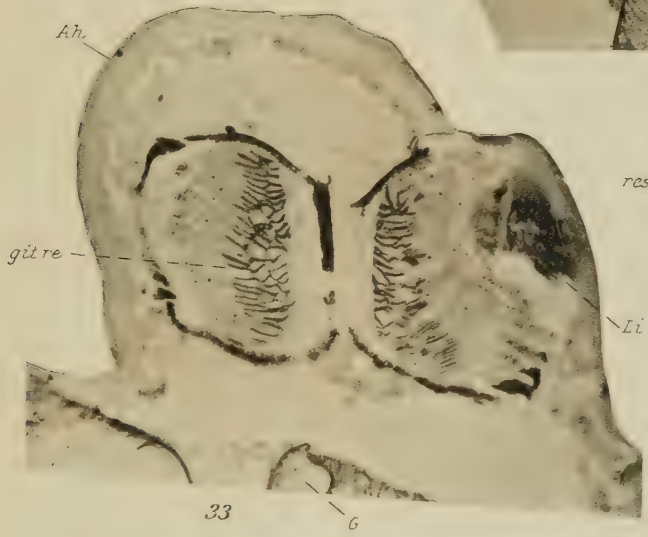
Chnk
h.com
v.com
28


30

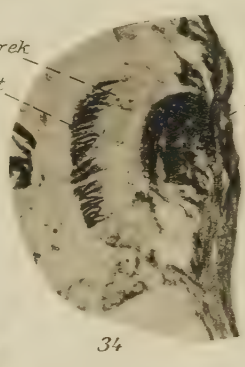


31

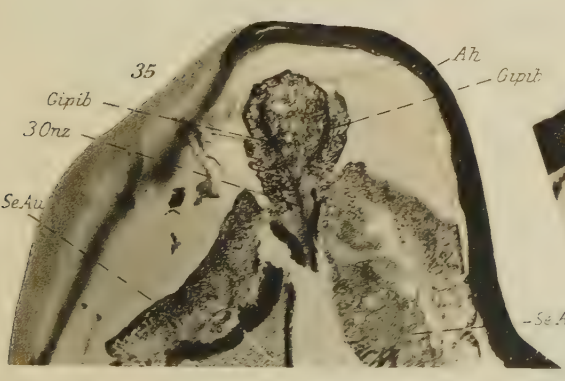
32

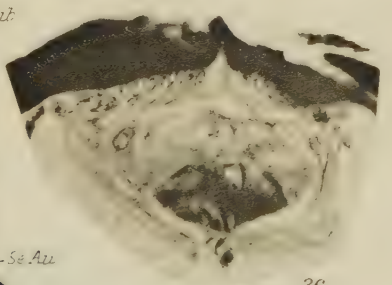


33



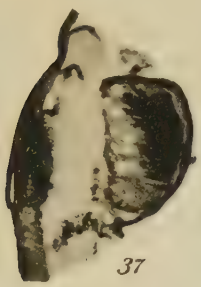
34





36

Gerlas Jungners Boktr. Lunar W[illegible]

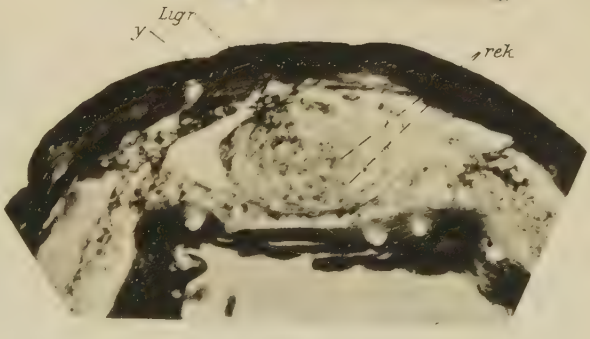


37

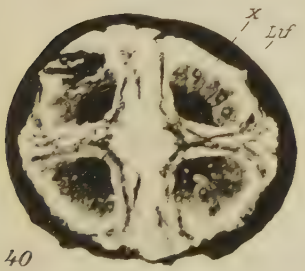
38

39

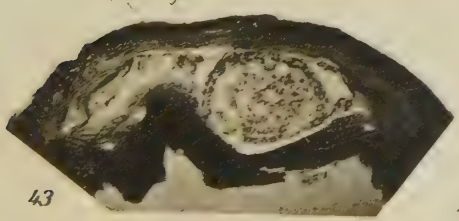
41



42



40

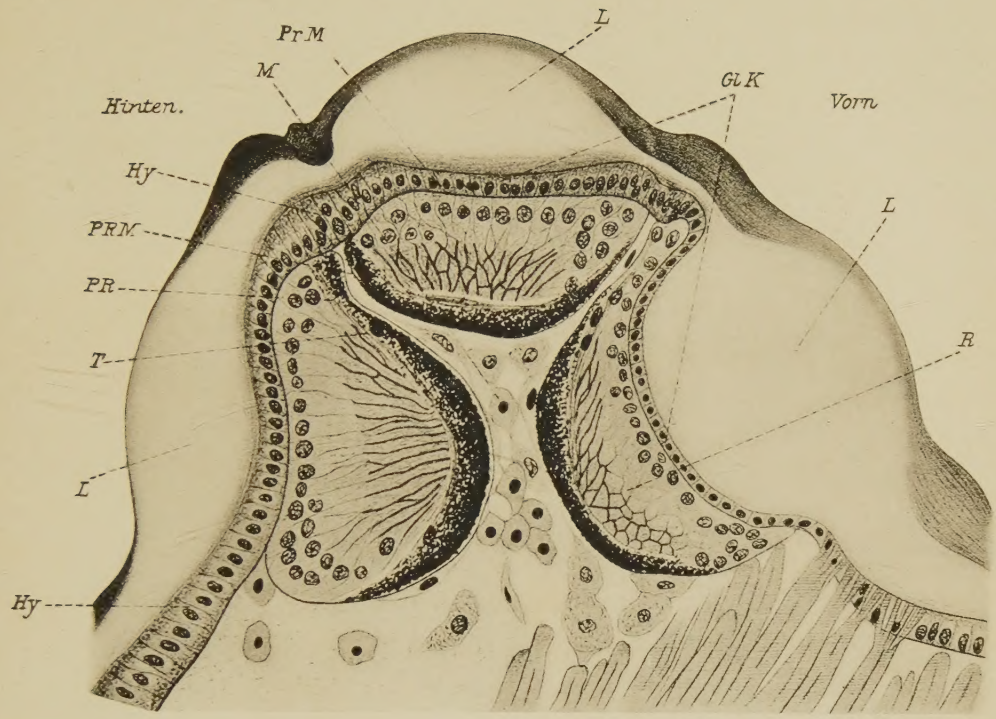


43

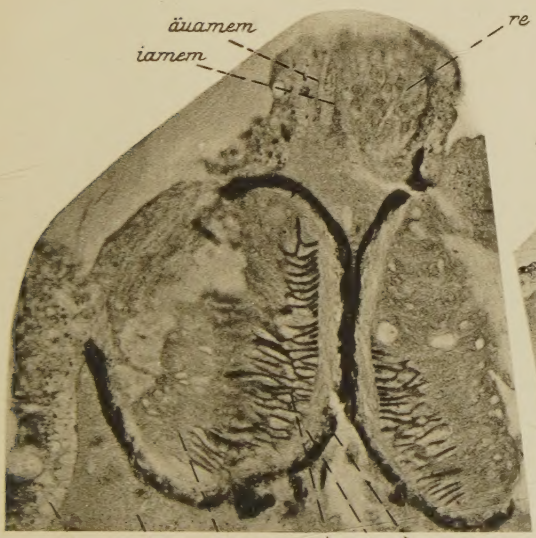
44

Gerda Jungberg und Einar Wirén phot

Ljustr. A. B. Lagrelius & Westphal Stockholm



45



46

47

Gerda Jungberg und Einar Wirén phot.

Ljustr. A. B. Lagrelius & Westphal Stockholm